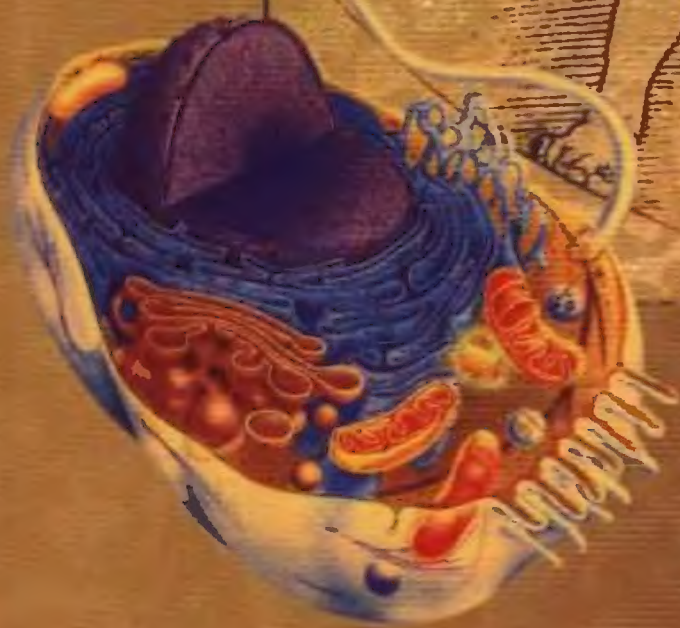


Пособие для старшеклассников и поступающих в вузы

общая биология



Е. Г. Краснодембский

Е. Г. Краснодембский

общая биология

Пособие для старшеклассников и поступающих в вузы

Под научной редакцией
академика А. С. Батуева

 **ПИТЕР®**

Москва • Санкт-Петербург • Нижний Новгород • Воронеж
Ростов-на-Дону • Екатеринбург • Самара • Новосибирск
Киев • Харьков • Минск

2008

ББК 28.0я7
УДК 57 (075)
К78

Рецензент:

К. В. Галактионов, доктор биологических наук, профессор кафедры теории и методики естествознания Санкт-Петербургской академии последипломного педагогического образования

Краснодембский Е. Г.

К78 Общая биология: Пособие для старшеклассников и поступающих в вузы. — СПб.: Питер, 2008. — 224 с.: ил.

ISBN 978-5-91180-605-7

Биология, находясь на стыке естественных и гуманитарных наук, занимает особое место. Пособие, написанное преподавателем Санкт-Петербургского государственного университета, позволит в кратчайший срок подготовиться к вступительным экзаменам. Краткость и доступность изложения программных вопросов, наглядность рисунков и таблиц обеспечат легкое запоминание сложных тем и помогут почувствовать уверенность в своих знаниях.

Для старшеклассников и абитуриентов.

ББК 28.0я7
УДК 57 (075)

Все права защищены. Никакая часть данной книги не может быть воспроизведена в какой бы то ни было форме без письменного разрешения владельцев авторских прав.

Оглавление

Введение	7
Глава 1. Сущность жизни	10
§ 1. Определение жизни и фундаментальные свойства живого	10
§ 2. Уровни организации живого	15
Глава 2. Многообразие организмов и основы биологической классификации	18
§ 1. Принципы классификации живых организмов	18
§ 2. Современные представления о макросистеме живых организмов	21
Глава 3. О химическом составе клеток живых существ.	25
§ 1. Химические элементы и неорганические вещества клетки	25
§ 2. Белки в составе клетки, их строение и функции . .	26
§ 3. Нуклеиновые кислоты, их строение, свойства и функции	28
§ 4. Углеводы, жиры и АТФ, их строение и значение	32
Глава 4. Клетка — структурная и функциональная единица живого	36
§ 1. Клеточная теория и ее общеприродное значение. Про- и эукариотная клетки	36
§ 2. Основные компоненты эукариотной клетки	40
§ 3. Организация клеточного ядра. Хромосомы	53
Глава 5. Обмен веществ	57
§ 1. Метаболизм как единство ассимиляции и диссимиляции	57
§ 2. Диссимиляция у анаэробных и аэробных организмов	58

§ 3. Фотосинтез	60
§ 4. Биосинтез белков в клетке	61
Глава 6. Деление клеток	66
§ 1. Жизненный цикл клетки. Деление прокариотных клеток	66
§ 2. Митоз, его фазы, биологическое значение	67
§ 3. Мейоз, стадии мейоза и его биологическое значение	70
§ 4. Образование половых клеток у животных и человека	73
Глава 7. Размножение организмов	75
§ 1. Типы размножения организмов, их классификация	75
§ 2. Бесполое размножение у одноклеточных и многоклеточных организмов	76
§ 3. Половое размножение организмов	80
Глава 8. Индивидуальное развитие организмов	86
§ 1. Онтогенез. Онтогенез у многоклеточных животных	86
§ 2. Основные этапы эмбрионального развития	87
§ 3. Постэмбриональный период развития	89
§ 4. Регуляция индивидуального развития	93
Глава 9. Наследственность	97
§ 1. Наследственность и изменчивость — фундаментальные свойства живых организмов	97
§ 2. Закономерности наследования, установленные Г. Менделем	99
§ 3. Дигибридное скрещивание. III закон Г. Менделя	107
§ 4. Сцепленное наследование. Генетическое определение пола	109
Глава 10. Изменчивость	113
§ 1. Изменчивость, ее формы. Ненаследственная изменчивость	113

§ 2. Наследственная (генотипическая)	
изменчивость	115
§ 3. Роль окружающей среды в возникновении	
мутаций	118
§ 4. Генетика человека и медицинская генетика	120
§ 5. Генетика и селекция	124
Глава 11. Основы экологии	126
§ 1. Экология как наука. Экологические факторы	126
§ 2. Абиотические факторы	127
§ 3. Биотические и антропогенные факторы	129
§ 4. Биогеоценоз, его структура, свойства	
и функционирование	131
§ 5. Экологическая сукцессия —	
смена биогеоценозов	136
Глава 12. Биосфера и человек	140
§ 1. Биосфера, ее структура и границы	140
§ 2. Биогенный круговорот веществ.	
Функции живого вещества	145
§ 3. Эволюция биосферы	146
§ 4. Взаимоотношения человека и биосферы.	
Учение В. И. Вернадского о ноосфере	147
Глава 13. Происхождение жизни	
и эволюция ее форм	151
§ 1. История развития представлений	
о происхождении жизни на Земле	151
§ 2. Современная гипотеза (Опарина—Холдейна)	
о происхождении жизни на Земле	155
§ 3. Додарвиновский период в истории	
развития теории эволюции	160
§ 4. Учение Ч. Дарвина, основные положения	164
§ 5. Доказательства эволюции	167
§ 6. Современное состояние эволюционной теории	170
§ 7. Основные направления эволюционного	
процесса	171

Глава 14. Происхождение человека. Уникальность человека как биологического вида	174
§ 1. Биосоциальная сущность человека	174
§ 2. Доказательства животного происхождения человека	175
§ 3. Палеонтологические данные о происхождении человека	179
§ 4. Расы и их происхождение.	187
Приложение 1. Словарь основных понятий и терминов	189
Приложение 2. Тесты для самопроверки	199
Ответы к тестам	212
Список использованной литературы	217

Введение

Биология (от греч. *bios* — жизнь + *logos* — слово, учение) — наука, которая изучает жизнь как явление, занимающее особое место в мироздании. Вместе с другими науками, исследующими природу (физикой, химией, астрономией, геологией и т. д.), она относится к числу естественных наук. Обычно выделяют в самостоятельную группу еще и гуманитарные науки (изучающие закономерности существования и развития человека, человеческого общества); к ним относятся социология, психология, антропология, этнография и др.

Феномен человека (как биосоциального существа) интересует и естественные, и гуманитарные науки. Но биология выполняет особенную роль, будучи связующим звеном между ними. Такое заключение основано на современных представлениях о развитии природы, которое привело к появлению жизни. В процессе же эволюции живых организмов возник человек, обладающий качественно новыми свойствами — разумом, речью, способностью к творческой деятельности, общественным образом жизни и т. д.

Существование и развитие неживой природы подчинено физико-химическим законам. С появлением живых организмов начинают осуществляться *биологические процессы*, имеющие принципиально иной характер и подчиняющиеся иным закономерностям — *биологическим*. Однако важно отметить, что сохраняются наряду с этим и физико-химические процессы, которые лежат в основе возникающих (качественно иных и своеобразных) биологических явлений.

Специфические качества и социальные свойства человека не исключают его природной принадлежности. В человеческом организме осуществляются (как у всех живых существ) и физико-химические, и биологические процессы. Однако полноценно индивид может развиваться лишь в обществе, в общении с другими людьми. Только так осваивается речь и приобретаются знания, умения, навыки. Коренное отличие здесь заклю-

чается в том, что существование и развитие человечества базируется на его способности к познанию, к накоплению знаний из поколения в поколение, к производительной деятельности.

Поистине грандиозные достижения науки, в том числе и биологии, в XX в. существенно расширили и углубили наши представления как о единстве природы и человека, так и о их сложных взаимоотношениях. Например, данные экологии показали, что живые организмы, в том числе и человек, не только зависимы от природы, но и сами выступают в роли мощного фактора, воздействующего и на нее, и даже на космос. Это касается, в частности, атмосферы Земли, формирования обширных геологических пластов, образования островных систем и т. п. Человечество в настоящее время оказывает самое сильное воздействие на живую и неживую природу планеты.

- ♦ Биология сегодня представляет собой комплекс наук, изучающих разнообразные живые существа, их строение и функционирование, распространение, происхождение и развитие, а также природные сообщества организмов, их связи друг с другом, с неживой природой и человеком.

Помимо общепознавательного значения биология играет огромную роль для человека, издавна служа теоретической основой медицины, ветеринарии, агрономии, животноводства. Теперь появились и отрасли производства, которые основаны на *биотехнологии*, т. е. используют живые организмы в производственном процессе. Можно упомянуть пищевую, фармацевтическую, химическую промышленность и др.

Большое значение имеют различные биологические науки и в связи с проблемой взаимоотношений человека и природы. Только на научной основе возможно решать такие задачи, как рациональное использование природных ресурсов, щадящее отношение к окружающему нас миру, грамотная организация природоохранной деятельности.

«Общая биология» — это предмет, представляющий собой важнейший этап биологического образования учеников средней школы. Он опирается на те знания, навыки и умения,

которые были уже приобретены при изучении ботаники, зоологии, биологии человека.

Начиная с 6-го класса вы знакомились с разными группами живых организмов: вирусами, бактериями, грибами, растениями, животными. Вы узнали об их строении и функционировании, разнообразии форм, распространении и т. п. В 8-м классе предметом занятий по биологии стали человек и его специфика как биосоциального существа.

Общая биология, в отличие от других специализированных дисциплин, рассматривает, о чем говорит и само название, *общие* (для всех живых организмов) своеобразные свойства и качества всего *живого*, общие закономерности организации, жизнедеятельности, развития, присущие всем формам *жизни*.

Глава 1. Сущность жизни

§ 1. Определение жизни и фундаментальные свойства живого

Одной из задач, стоящих перед любой наукой, служит необходимость создания *определений*, т. е. *кратких формулировок*, дающих, однако, *полное* представление о сущности объекта или явления. В биологии имеются десятки вариантов определений жизни, но ни одно из них не удовлетворяет сразу двум названным выше требованиям. Либо определение занимает 2–3 страницы книги, либо из него оказываются «выпавшими» какие-то важные характеристики живого.

Жизнь в ее конкретных проявлениях на Земле представлена многообразными формами организмов. Согласно современным биологическим знаниям, можно выделить совокупность свойств, которые следует признать общими для *всех живых существ* и которые отличают их от тел неживой природы. Таким образом, к понятию *жизнь* мы придем путем постижения специфических свойств живых организмов.

Специфика химического состава. Различие между живым и неживым отчетливо проявляется уже на уровне их химического состава. Очень часто можно встретить словосочетание «органическая природа» как синоним «живой природы». И это совершенно справедливо. *Все органические вещества* создаются в живых организмах в процессе их жизнедеятельности. Как говорят специалисты, они *биогенные* (т. е. созданы живыми существами). Более того, именно органические вещества и определяют возможность существования самих живых организмов. Так, например, нуклеиновые кислоты содержат наследственную (генетическую) информацию; белки определяют строение, обеспечивают движение, регуляцию всех жизненных процессов; сахара (углеводы) выполняют энергетические функции и т. д. На Земле не известно ни одного живого существа, которое не представляло бы собой совокупность белков и нуклеиновых кислот.

Органические вещества имеют более сложные молекулы, чем неорганические, и характеризуются бесконечным разнообразием, что в значительной мере, как мы увидим далее, определяет многообразие живых организмов.

Структурная организация живых существ. Еще в младших классах, на уроках ботаники и зоологии, вам рассказывали, что учеными Т. Шванном и М. Шлейденем (1839 г.) была сформулирована клеточная теория строения всех растений и животных. Клетка с тех пор признается *структурно-функциональной единицей* любых живых существ. Это означает, что их тела построены из клеток (есть и одноклеточные) и осуществление жизнедеятельности организма определяется процессами, протекающими внутри самих клеток. Вспомните также, что клетки всех растений и животных сходны по своему строению (имеют *мембрану, цитоплазму, ядро, органоиды*).

Но уже на этом уровне проявляется *структурная сложность* организации живого. В клетке существует множество разнообразных компонентов (органоидов). Такая неоднородность ее внутреннего состава обеспечивает возможность осуществлять одновременно сотни и тысячи химических реакций в столь маленьком пространстве.

То же самое характерно и для многоклеточных организмов. Из множества клеток образуются различные ткани, органы, системы органов (выполняющие разные функции), которые вместе составляют сложную и неоднородную целостную систему — живой организм.

Обмен веществ у живых организмов. Всем живым организмам присущ обмен веществами и энергией с окружающей средой.

Ф. Энгельс еще в конце XIX в. выделил это свойство живого, глубоко оценив его значение. Предлагая свое определение жизни, он писал:

Жизнь — это способ существования белковых тел, существенным моментом которого является постоянный обмен веществ с окружающей их внешней природой, причем с прекращением этого обмена веществ прекращается и жизнь, что приводит к разложению белка.

Далее Ф. Энгельс уточнял:

И у неорганических тел может происходить обмен веществ... Но разница заключается в том, что в случае неорганических тел обмен веществ разрушает их, в случае же органических тел он является необходимым условием их существования.

В этом процессе живой организм получает вещества, необходимые ему как материал для роста, восстановления разрушенных («отработавших») компонентов и как источник энергии для обеспечения жизнедеятельности. Образующиеся же вредные или ненужные организму вещества (углекислый газ, мочевина, вода и др.) выводятся во внешнюю среду.

Самовоспроизведение (размножение) организмов. Размножение — *воспроизведение себе подобных* — важнейшее условие продолжения жизни. Отдельный организм смертен, срок его жизни ограничен, а размножение обеспечивает непрерывность существования видов, с избытком компенсируя естественное отмирание особей.

Наследственность и изменчивость.

♦ **Наследственность** — способность организмов передавать из поколения в поколение всю совокупность признаков, обеспечивающих приспособленность организмов к среде их обитания.

Она обеспечивает сходство, подобие организмов разных поколений. Неслучайно синонимом размножения служит слово *самовоспроизведение*. Особи одного поколения порождают особей нового поколения, подобных себе. Сегодня хорошо известен механизм наследственности. Наследственная информация (т. е. информация о признаках, свойствах и качествах организмов) зашифрована в нуклеиновых кислотах и передается из поколения в поколение в процессе размножения организмов.

Очевидно, что при «жесткой» наследственности (т. е. абсолютном повторении родительских признаков) на фоне меняющихся условий внешней среды выживание организмов было бы невозможно. Не могли бы организмы осваивать и новые места обитания. Наконец, исключен был бы и эволюционный процесс — образование новых видов. Однако живым организмам присуща и *изменчивость, под которой*

понимают их способность приобретать новые признаки и утрачивать прежние. Результатом оказывается разнообразие особей, принадлежащих к одному и тому же виду. Изменчивость может осуществляться как у отдельных особей во время их индивидуального развития, так и у группы организмов в ряду поколений при размножении.

Индивидуальное (онтогенез) и историческое (эволюционное; филогенез) развитие организмов. Любой организм в течение своей жизни (с момента его зарождения и до естественной смерти) претерпевает закономерные изменения, которые называются *индивидуальным развитием*. Происходит увеличение размеров и массы тела — рост, образование новых структур (иногда сопровождающееся разрушением ранее существующих — например, утрата хвоста головастиком и формирование парных конечностей), размножение и, наконец, завершение существования.

Эволюция организмов представляет собой необратимый процесс исторического развития живого, в ходе которого наблюдается последовательная смена видов как результат исчезновения ранее существующих и возникновения новых. По своему характеру эволюция прогрессивна, поскольку организация (строение, функционирование) живых существ прошла через ряд ступеней — доклеточные формы жизни, одноклеточные организмы, все усложняющиеся многоклеточные и так вплоть до человека. Последовательное усложнение организации ведет к повышению жизнеспособности организмов, их приспособительных возможностей.

Раздражимость и движение. Неотъемлемое свойство живых существ — **раздражимость** (*способность воспринимать внешние или внутренние раздражители (воздействия) и адекватно на них реагировать*). Она проявляется в изменениях обмена веществ (например, при сокращении светового дня и понижении окружающей температуры осенью у растений и животных), в виде двигательных реакций (см. ниже), а высокоорганизованным животным (включая и человека) присущи изменения в поведении.

Характерная реакция на раздражение почти у всех живых существ — движение, т. е. пространственное перемещение

всего организма или отдельных частей их тела. Это свойственно как одноклеточным (бактериям, амебам, инфузориям, водорослям), так и многоклеточным (практически всем животным) организмам. Подвижностью обладают и некоторые клетки многоклеточных (например, фагоциты крови животных и человека). Многоклеточные растения сравнительно с животными характеризуются малой подвижностью, однако и у них можно назвать особые формы проявления двигательных реакций. Активные движения у них встречаются двух типов: *ростовые* и *сократительные*. К первым, более медленным, относятся, например, вытягивания в сторону света стеблей растущих на окне домашних растений (вследствие одностороннего их освещения). Сократительные движения наблюдаются у насекомоядных растений (например, быстрое складывание листочков у росянки при ловле садящихся на нее насекомых).

Явление раздражимости лежит в основе реакций организмов, за счет чего поддерживается их **гомеостаз**.

◆ **Гомеостаз** — это способность организма противостоять изменениям и сохранять относительное постоянство внутренней среды (поддержание определенной температуры тела, кровяного давления, солевого состава, кислотности и т. д.).

Благодаря раздражимости организмы обладают способностью к **адаптации**.

◆ Под **адаптацией** понимается процесс приспособления организма к определенным условиям внешней среды.

Завершая раздел, посвященный определению фундаментальных свойств живых организмов, можно сделать следующее заключение.

Отличие живых организмов от объектов неживой природы состоит не в наличии каких-то «неуловимых», сверхъестественных свойств (все законы физики и химии верны и для живого), а в высокой структурной и функциональной сложности живых систем. Эта особенность включает все рассмотренные выше свойства живых организмов и делает состояние жизни качественно новым свойством материи.

§ 2. Уровни организации живого

К 1960-м гг. в биологии сложилось представление об *уровнях организации живого как конкретном выражении усложняющейся упорядоченности органического мира*. Жизнь на Земле представлена организмами своеобразного строения, принадлежащими к определенным систематическим группам (вид), а также сообществам разной сложности (биогеоценоз, биосфера). В свою очередь, организмы характеризуются *органо-, тканевой, клеточной и молекулярной организацией*. Каждый организм, с одной стороны, состоит из специализированных подчиненных ему систем организации (органов, тканей и т. д.), с другой — сам является относительно изолированной единицей в составе надорганизменных биологических систем (видов, биогеоценозов и биосферы в целом). Уровни организации живой материи представлены на рис. 1.

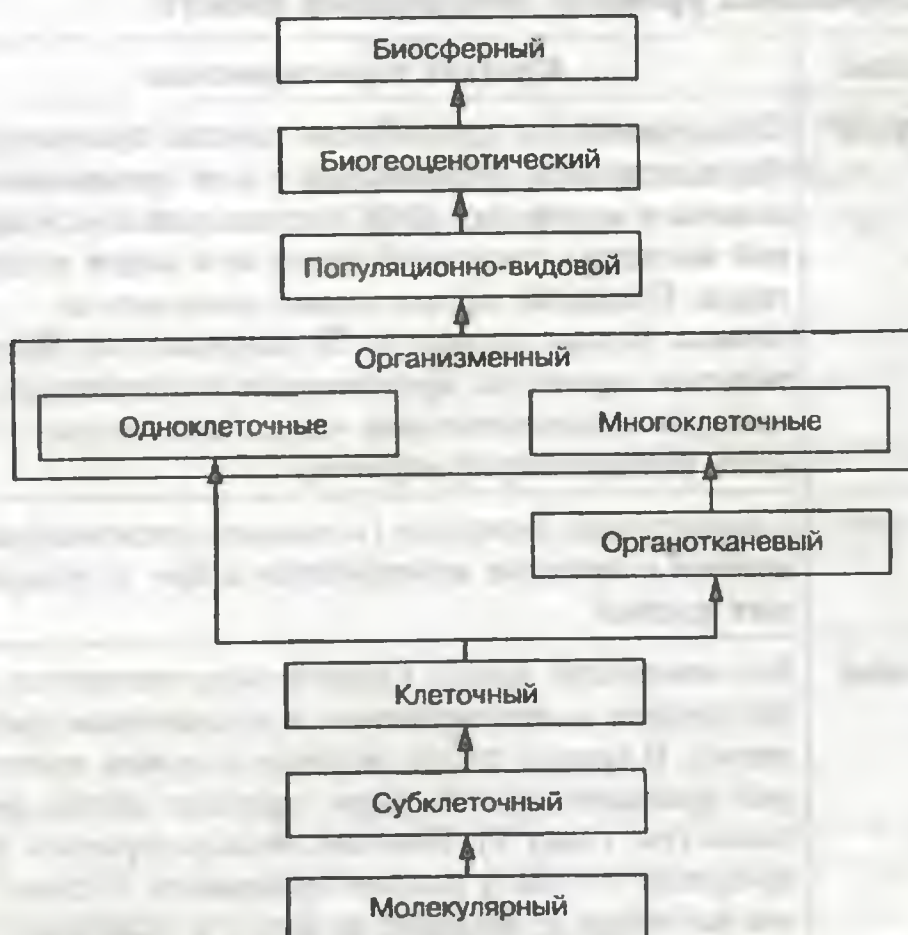


Рис. 1. Уровни организации живого

На всех из них проявляются такие свойства жизни, как *дискретность* и *целостность*. Организм состоит из различных компонентов — органов, но одновременно благодаря их взаимодействию он целостен. Вид также представляет собой целостную систему, хотя его образуют отдельные единицы — особи, однако их взаимодействие и поддерживает целостность вида.

Существование жизни на всех уровнях обеспечивается структурой низшего ранга. Например, характер клеточного уровня организации определяется субклеточным и молекулярным уровнями; организменный — органным; тканевым, клеточным; видовой — организменным и т. д.

Следует особо отметить большое сходство единиц организации на низших уровнях и все возрастающее различие на высших уровнях (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика уровней организации живого

Уровень	Краткая характеристика
<i>Молекулярный</i>	Обнаруживается однообразие единиц организации. Наследственная информация у всех организмов заложена в молекулах ДНК (дезоксирибонуклеиновой кислоты), состоящей всего из 4 видов нуклеотидов. Основные органические компоненты живого, белки, состоят из 20 аминокислот. Энергетические процессы, протекающие в организмах, связаны с универсальным «энергоносителем» — АТФ (аденозинтрифосфатом)
<i>Субклеточный</i>	Сравнительно невелико (несколько десятков) основных клеточных компонентов в про- и эукариотных клетках
<i>Клеточный</i>	Все множество живых существ подразделяется на две группы — прокариотные и эукариотные организмы. В основу такого деления положен критерий принципиальной схемы строения клеток двух типов (см. главу 4). Конечно, нельзя отрицать разнообразие клеток у разных организмов. Однако эти различия не выходят за пределы названных двух типов клеточной организации

Уровень	Краткая характеристика
<i>Органо- тканевый</i>	Совокупность клеток, идентичных по строению и функциям, составляет ткань. Большое сходство между всеми организмами сохраняется и на этом уровне: у многоклеточных животных выделяют всего четыре основные ткани (эпителиальные, соединительные, нервная, мышечная), у растений их шесть (покровные, основные, механические, проводящие, выделительные, образовательные)
<i>Организ- менный</i>	Характеризуется большим разнообразием форм
<i>Видовой</i>	Сегодня наукой описано более 2 млн видов живых организмов

Глава 2. Многообразие организмов и основы биологической классификации

§ 1. Принципы классификации живых организмов

Живой мир нашей планеты бесконечно разнообразен и включает огромное число видов организмов, что видно из табл. 2.

Таблица 2

Число видов основных групп живых существ

Царства	Число видов, известных науке
Животные	Около 1 500 000
Растения	Около 500 000
Грибы	Более 100 000
Бактерии	Около 6000
Вирусы	Около 1000

В действительности, как считают специалисты, на Земле сегодня обитает вдвое больше видов, чем известно науке. Ежегодно в научных публикациях описываются сотни и тысячи новых видов.

Человек всегда был окружен множеством разных живых существ. Более того, он был и остается существенно зависимым от организмов, дающих ему пищу, необходимое сырье и материалы, лечебные средства. Но многие виды опасны и вредны для человека — это хищники, ядовитые организмы, паразиты — возбудители заболеваний домашних животных и людей, вредители сельскохозяйственных культур. Поэтому с ранних этапов существования человеку требовалось познавать живые организмы, их специфические свойства, признаки, образ существования. А главное, прежде всего научиться различать виды и уметь ориентироваться в их многообразии.

В процессе познания многочисленных предметов (объектов, явлений), *сравнивая* их свойства и признаки, люди производят *классификацию*. Затем сходные (подобные, похожие) объекты объединяются в группы. Разграничение групп базируется на *различиях* между изучаемыми предметами. Таким образом строится система, охватывающая все изученные объекты (например, минералы, химические элементы или организмы) и устанавливающая отношения между ними.

Систематика как самостоятельная биологическая дисциплина занимается проблемами *классификации* организмов и построением *системы* живой природы.

Попытки классифицировать организмы предпринимались еще в античные времена. Долгое время в науке существовала система, разработанная Аристотелем (IV в. до н. э.). Он подразделял все известные организмы на два царства — *растения* и *животные*, используя в качестве отличительных признаков *неподвижность* и *нечувствительность* первых по сравнению со вторыми. Кроме того, Аристотель разделял всех животных на две группы: «животные с кровью» и «животные без крови», что в целом соответствует современному делению на позвоночных и беспозвоночных. Далее он выделял ряд более мелких группировок, руководствуясь разными отличительными признаками.

Конечно, с позиций современной науки система Аристотеля кажется несовершенной, но необходимо учитывать уровень фактических знаний того времени. В его работе описывается всего лишь 454 вида животных, да и возможности методов исследований были весьма ограниченными.

На протяжении почти двух тысячелетий накапливался описательный материал в ботанике и зоологии, который обеспечил развитие систематики в XVII–XVIII вв., что нашло свое завершение в оригинальной системе организмов К. Линнея (1707–1778), получившей широкое признание. Опираясь на опыт предшественников и новые факты, обнаруженные им самим, Линней заложил основы современной систематики. Его книга, изданная под названием «Система природы», была опубликована в 1735 г.

За основную единицу классификации Линней принял вид; он ввел в научный обиход такие понятия, как «род»,

«семейство», «отряд» и «класс»: сохранил разделение организмов на царства растений и животных. Предложил введение *бинарной номенклатуры* (которая используется в биологии до сих пор), т. е. присвоение каждому виду латинского названия, состоящего из двух слов. Первое — существительное — название рода, объединяющего группу близких видов. Второе слово — обычно прилагательное — название собственно вида. Например, виды «лютик едкий» и «лютик ползучий»; «карась золотой» и «карась серебряный».

Позднее, в начале XIX в., Ж. Кювье ввел в систему понятие «тип» как высшую единицу классификации животных (в ботанике — «отдел»).

Особое значение для формирования современной систематики имело появление эволюционного учения Ч. Дарвина (1859 г.). Научные системы живых организмов, созданные в додарвиновский период, были *искусственными*. Они объединяли организмы в группы по сходным внешним признакам достаточно формально, не придавая значения их родственным связям. Идеи Ч. Дарвина снабдили науку методом построения *естественной системы* живого мира. Это означает, что та должна базироваться на каких-то *сущностных*, основополагающих свойствах классифицируемых объектов — организмов.

Попробуем в качестве аналогии построить «естественную систему» таких объектов, как книги, на примере личной библиотеки. При желании мы можем расставить книги на полках шкафов, группируя их либо по формату, либо по цвету корешков. Но в этих случаях будет создана «искусственная система», так как «объекты» (книги) классифицируются по второстепенным, «несущностным», свойствам. «Естественной» же «системой» будет библиотека, где книги сгруппированы в соответствии с их содержанием. В этом шкафу у нас научная литература: на одной полке книги по физике, на другой — по химии и т. д. В другом шкафу — художественная: проза, поэзия, фольклор. Таким образом, мы осуществили классификацию имеющихся книг по главному свойству, сущностному качеству — их содержанию. Имея теперь «естественную систему», мы легко ориентируемся во множестве разнообразных «объектов», ее образующих. А приобретя новую книгу, легко найдем ей место в конкретном шкафу и на соответствующей полке, т. е. в «системе».

§ 2. Современные представления о макросистеме живых организмов

Фундаментальной основой современной систематики служат идеи о единстве происхождения живых организмов и эволюции органического мира, приведшей к существующему многообразию этих организмов. Руководствуясь такими идеями, современная наука строит естественную систему на основе филогенетического родства (т. е. общности происхождения, близости и дальности родственных отношений между разными видами) классифицируемых организмов. Степень же родства сравниваемых видов устанавливается на основе их морфологического, анатомического, биохимического, генетического и т. д. сходства и различия.

Для построения системы организмов применяется иерархичность (соподчинение) таксономических (систематических) единиц: виды группируются в роды, роды — в семейства, семейства — в отряды, отряды — в классы, классы — в типы. Различные типы объединяются в царства. Таксономическая единица более высокого ранга объединяет организмы по наиболее крупным и значительным, существенным и основополагающим признакам. Чем ниже ранг, тем более частный, подчиненный характер имеют признаки, по которым осуществляется группировка видов в пределах данного таксона.

Рассмотрим, например, место в системе живых организмов человека как самостоятельного биологического вида (табл. 3).

Таблица 3

Место человека в системе животного царства

Царство	Животные
Тип	Хордовые
Подтип	Позвоночные
Класс	Млекопитающие
Отряд	Приматы
Семейство	Человекообразные
Род	Человек (<i>Homo</i>)
Вид	Человек разумный (<i>Homo sapiens</i>)

Для вас, обладающих знаниями по зоологии и биологии в объеме школьного курса, не составит труда перечислить признаки человека, которые дают основание относить его к таксонам, обозначенным выше.

В течение всего XX в. систематика интенсивно развивалась, и этот процесс продолжается и сейчас. Благодаря достижениям в разных областях биологии и других естественных наук накоплен огромный фактический материал, заставляющий подвергнуть серьезному пересмотру существующие системы живых организмов.

Напомним, что еще Аристотель разделил все множество живых существ на два царства — *растения* и *животные*. Подобное представление сохранялось почти до середины XX в., когда началась фундаментальная перестройка всей системы высших таксонов. Еще в 1934 г. Е. Шаттон (французский микробиолог) предложил выделить бактерии в особое надцарство — *прокариоты*.

Но только в 1970-е гг. с помощью электронной микроскопии и молекулярной биологии удалось установить фундаментальные различия между прокариотными и эукариотными организмами, заключающиеся прежде всего в клеточной организации представителей этих надцарств. К несколько ранним годам относится и выделение нового (третьего) царства эукариот — *грибов*, предложенное в 1969 г. Р. Г. Уитгейкером (американским экологом) и сразу же принятое в научном мире. Грибы ранее включались в царство растений, хотя отличаются от последних и типом обмена веществ, и особенностями клеточной организации, и многими другими признаками.

В настоящее время остро обсуждается вопрос о выделении еще одного царства эукариотных организмов (*царства протистов*), которые отличаются от всех остальных эукариот тем, что представлены преимущественно одноклеточными формами, а многоклеточные (точнее говоря — колониальные) среди них не имеют настоящих тканей. Таким образом, к этому царству должны быть отнесены простейшие, многие водоросли и некоторые грибы, включаемые ранее в три разных царства — животных, растений и грибов соответственно.

Около двух десятков лет тому назад в макросистеме организмов среди прокариот стали отмечать новое царство — *ар-*

хебактерии. Представители данной группы привлекли к себе пристальное внимание биологов. Будучи бесспорно прокариотными организмами (т. е. не имеющими оформленного ядра в клетке), они по организации генетического аппарата, ряду биохимических свойств, особенностям обмена веществ обнаруживают определенную близость к эукариотам. Обобщая все изложенное выше, можно представить современную макросистему живого в виде табл. 4.

Таблица 4

Макросистема организмов

Надцарство — прокариоты (доядерные организмы)	Надцарство — эукариоты (ядерные организмы)
1-е царство — <i>архебактерии</i>	1-е царство — <i>протисты</i>
	2-е царство — <i>растения</i>
2-е царство — <i>эубактерии</i>	3-е царство — <i>грибы</i>
	4-е царство — <i>животные</i>

Принимая настоящую макросистему, надо иметь в виду ее несовершенство. Например, в ней не нашлось места такой группе живых организмов, как вирусы. Центральное положение общепризнанной клеточной теории гласит: клетка — структурная и функциональная единица всего живого. Вирусы — бесспорно живые, но неклеточные организмы. Одни биологи считают, что это доклеточные формы жизни. Другие же, не менее авторитетные, специалисты рассматривают их как организмы, произошедшие от предковых форм, имеющих клеточное строение. Однако в процессе перехода к внутриклеточному паразитизму случилось их упрощение, как и утрата клеточной организации. Действительно, среди многоклеточных паразитов разных царств имеется множество случаев значительного упрощения их организации, редукции (вплоть до полного исчезновения) различных органов и систем. Скажем, цветковые растения-паразиты (повилика, омела) утрачивают корни, листья, способность к фотосинтезу. У паразитических рачков мешковидное тело, не разделенное на голову, грудь и брюшко; нет конечностей, глаз, пищеварительной, кровеносной и дыхательной систем. Паразитические

черви (цепни) утрачивают пищеварительную систему и другие органы. Возможно, и с предками современных вирусов произошли подобные упрощения при переходе к паразитизму. Напомним, что науке не известны вирусы, живущие свободно, вне хозяина.

Сегодня мы не в состоянии однозначно ответить на вопрос о происхождении вирусов и, соответственно, найти им надлежащее место в единой макросистеме организмов.

За пределами последней остается и такая группа, как лишайники, которые вы изучали в 6-м классе. Как известно, данные организмы представляют собой неразрывное двуединство — симбиоз гриба и клеток водорослей (либо цианобактерий). Форма тела лишайника своеобразная, отличающаяся от свободноживущих грибов, хотя оно и образовано переплетением грибных гиф. Одни исследователи классифицируют лишайники в единой системе с грибами, другие рассматривают их как самостоятельную группу в царстве растений.

Очевидно, что по мере развития биологии, всех ее дисциплин и разделов систематика подвергнется уточнению, а естественная система живых организмов будет совершенствоваться.

Глава 3. О химическом составе клеток живых существ

§ 1. Химические элементы и неорганические вещества клетки

Различие между живой и неживой природой отчетливо проявляется в их химическом составе. Так, земная кора на 90 % состоит из кислорода, кремния, алюминия и натрия (O, Si, Al, Na), а в живых организмах около 95 % составляют углерод, водород, кислород и азот (C, H, O, N). Кроме того, к этой группе макроэлементов относятся еще восемь химических элементов: Na — натрий, Cl — хлор, S — сера, Fe — железо, Mg — магний, P — фосфор, Ca — кальций, K — калий, содержание которых исчисляется десятками и сотнями долями процента. В гораздо меньших количествах встречаются столь же необходимые для жизни микроэлементы: Cu — медь, Mn — марганец, Zn — цинк, Mo — молибден, Co — кобальт, F — фтор, J — йод и др.

Только 27 элементов (из 105, которые известны сегодня) выполняют определенные функции в организмах. И как мы уже отмечали, всего лишь четыре — C, H, O, N — служат основой живых организмов. Именно из них главным образом состоят органические вещества (белки, нуклеиновые кислоты, углеводы, жиры и т. д.).

Первое место среди макроэлементов принадлежит углероду. Он характеризуется способностью образовывать почти все типы химических связей. Углерод в большей степени, чем прочие элементы, способен к формированию крупных молекул. Его атомы могут соединяться между собой, образуя кольца и цепи. В результате возникают сложные молекулы больших размеров, характеризующиеся огромным разнообразием (на сегодня описано более 10 млн органических веществ). Кроме того, атомы углерода в одном и том же химическом соединении проявляют и окислительные, и восстановительные свойства.

Углерод выступает основой всех органических соединений. Высокое же содержание кислорода и водорода связано с наличием у них ярко выраженных окислительных и восстановительных свойств. Благодаря только трем элементам — С, Н, О — существует все множество углеводов (сахаров), обобщенная формула которых выглядит как $C_nH_{2n}O_n$ (где n — число атомов). К этим трем элементам в составе белков добавляются еще атомы N и S, а в составе нуклеиновых кислот — N и P.

Существенная роль в живых организмах принадлежит и всем остальным элементам, названным выше. Так, атомы Mg входят в состав хлорофилла, а Fe — гемоглобина. Йод содержится в составе молекулы тироксина (гормона щитовидной железы), а Zn — молекулы инсулина (гормона поджелудочной железы). Наличие ионов Na и K необходимо для проведения первого импульса, для осуществления транспорта через клеточную мембрану. Соли P и Ca в большом количестве есть в костях, раковинах моллюсков, что обеспечивает высокую прочность этих образований.

Необходимо отметить, что наибольшая часть (до 85 %) химического состава живых организмов — это вода. Поскольку она универсальный растворитель для многих неорганических и органических веществ, то и оказывается идеальной средой для осуществления различных химических реакций. Вода участвует в различных биохимических реакциях (например, при фотосинтезе). С ней выводятся из организма избытки солей, продукты жизнедеятельности. Свойственные воде высокая теплоемкость и относительно высокая теплопроводность имеют существенное значение для терморегуляции организмов (при испарении пота, например, происходит охлаждение кожи).

§ 2. Белки в составе клетки, их строение и функции

Как уже отмечалось выше, основные структурные и функциональные особенности живого определяются наличием различных органических веществ. Рассмотрим наиболее значимые группы таких соединений.

Белки. Эти вещества справедливо считаются первоосновой жизненных процессов. В организме они выполняют разнообразные функции:

- *строительную* (участвуют в формировании всех клеточных мембран, органоидов клетки, внеклеточных структур);
- *каталитическую* (белки-ферменты ускоряют протекание биохимических реакций, обладая узкой специфичностью и способностью осуществлять до нескольких миллионов операций в минуту);
- *двигательную* (специфические белки обеспечивают все формы движения, встречающиеся у живых организмов, — амебоидное, ресничное, мышечное и т. д.);
- *транспортную* (например, гемоглобин осуществляет транспорт газов, белки мембран — транспорт веществ внутрь или наружу клетки);
- *регуляторную* (белки-гормоны регулируют физиологические процессы в организме);
- *рецепторную* (восприятие различных сигналов специальными белками в мембранах клеток; к примеру — родопсин в клетках сетчатки глаза);
- *защитную* (выработка антител при проникновении в организм болезнетворных бактерий, выделение плесневыми грибами антибиотиков против бактерий; яды растений, предохраняющие их от объедания животными);
- *энергетическую* (обычно используются как источник энергии, когда все остальные ресурсы — углеводы, жиры — уже истощены).

Белки представляют собой *макромолекулы*, или *биополимеры*, состоящие из многих более простых молекул — *мономеров* (0-0-0-0-0-0-0-0-0-0-0-0, где 0 — мономер), в качестве которых выступают аминокислоты как структурные блоки. В составе большинства исследованных белков всех живых организмов было выявлено 20 аминокислот, участвующих в их построении.

При синтезе белковой молекулы разные аминокислоты присоединяются последовательно друг к другу, образуя цепочку, или *полипептид* (впоследствии она может сворачиваться

в спираль или глобулу). Разнообразие белков определяется тем, какие аминокислоты, в каком количестве и в каком порядке входят в полипептидную цепь. Две молекулы, одинаковые по числу и составу аминокислот, но отличающиеся по порядку их расположения, представляют два разных белка. Не только виды, но и особи одного вида отличаются по целому ряду белков (с чем, например, связан феномен несовместимости при пересадке тканей и органов от одного животного другому).

Огромное разнообразие белков обеспечивает и множество функций, ими выполняемых, и многообразие организмов.

§ 3. Нуклеиновые кислоты, их строение, свойства и функции

Подобно белкам, нуклеиновые кислоты — биополимеры, а их функция заключается в хранении, реализации и передаче генетической (наследственной) информации в живых организмах.

Существует два типа нуклеиновых кислот — дезоксирибонуклеиновые (ДНК) и рибонуклеиновые (РНК). Мономерами в нуклеиновых кислотах служат *нуклеотиды*. Каждый из них содержит азотистое основание, пятиуглеродный сахар (дезоксирибоза — в ДНК, рибоза — в РНК) и остаток фосфорной кислоты.

В ДНК входят четыре вида нуклеотидов, отличающихся по азотистому основанию в их составе, — аденин (А), гуанин (Г), цитозин (Ц) и тимин (Т). В молекуле РНК также имеется 4 вида нуклеотидов с одним из азотистых оснований — аденином, гуанином, цитозином и урацилом (У). Таким образом, ДНК и РНК различаются как по содержанию сахара в нуклеотидах, так и по одному из азотистых оснований (табл. 5).

Таблица 5

Компоненты нуклеотидов ДНК и РНК

Нуклеиновая кислота	Пятиуглеродный сахар	Азотистые основания	Остаток фосфорной кислоты
ДНК	Дезоксирибоза	Аденин, гуанин, цитозин, тимин	Остаток фосфорной кислоты

Нуклеиновая кислота	Пятиуглеродный сахар	Азотистые основания	Остаток фосфорной кислоты
РНК	Рибоза	Аденин, гуанин, цитозин, урацил	Остаток фосфорной кислоты

Молекулы ДНК и РНК существенно различаются по своему строению и выполняемым функциям.

Молекула ДНК может включать огромное количество нуклеотидов — от нескольких тысяч до сотен миллионов (поистине гигантские молекулы ДНК удается «увидеть» с помощью электронного микроскопа). В структурном отношении она представляет собой двойную спираль из *полинуклеотидных цепей* (рис. 2), соединенных с помощью водородных связей между азотистыми основаниями нуклеотидов. Благодаря этому полинуклеотидные цепи прочно удерживаются одна возле другой.

При исследовании различных ДНК (у разных видов организмов) было установлено, что аденин одной цепи может связываться лишь с тиминном, а гуанин — только с цитозинном другой. Следовательно, порядок расположения нуклеотидов в одной цепи строго соответствует порядку их расположения в другой. Этот феномен получил название *комплементарности* (т. е. дополнения), а противоположные полинуклеотидные цепи называются *комплементарными*. Именно этим обусловлено уникальное среди всех неорганических и органических веществ свойство ДНК — *способность к самовоспроизведению или удвоению* (рис. 3). При этом сначала комплементарные цепи молекул ДНК расходятся (под воздействием специального фермента происходит разрушение связей между комплементарными нуклеотидами двух цепей). Затем на каждой цепи начинается синтез новой («недостающей») комплементарной ей цепи за счет свободных нуклеотидов, всегда имеющихся в большом количестве в клетке. В результате вместо одной («материнской») молекулы ДНК образуются две («дочерние») новые, идентичные по структуре и составу друг другу, а также исходной молекуле ДНК. Этот процесс всегда предшествует клеточному делению и обеспечивает передачу наследственной информации от материнской клетки дочерним и всем последующим поколениям.

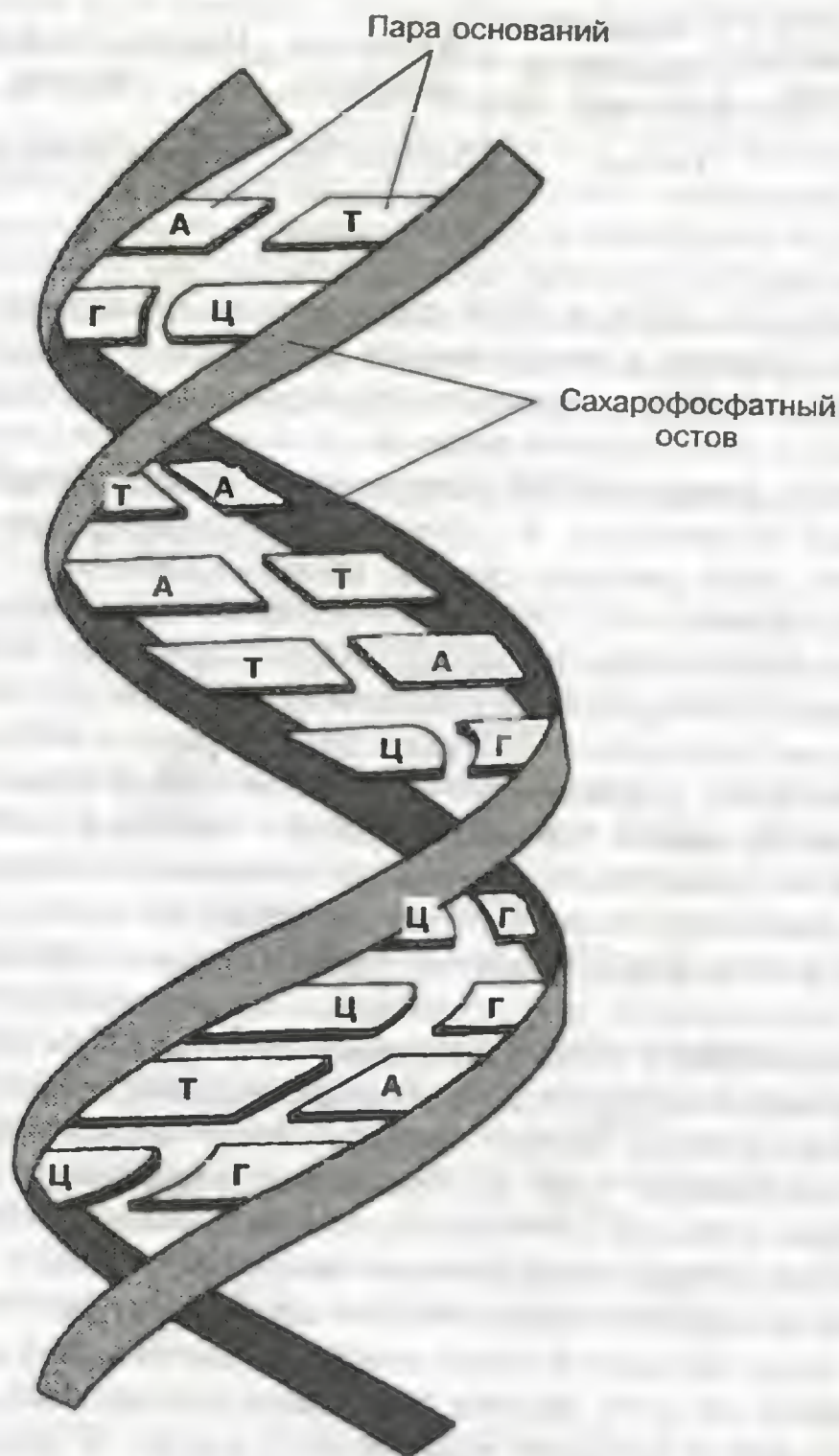


Рис. 2. Двойная спираль ДНК. Две цепи обвиты одна вокруг другой. Каждая цепь (изображенная в виде ленты) состоит из чередующихся остатков сахара и фосфатных групп. Водородные связи между азотистыми основаниями (А, Т, Г и Ц) удерживают две цепи вместе [1]

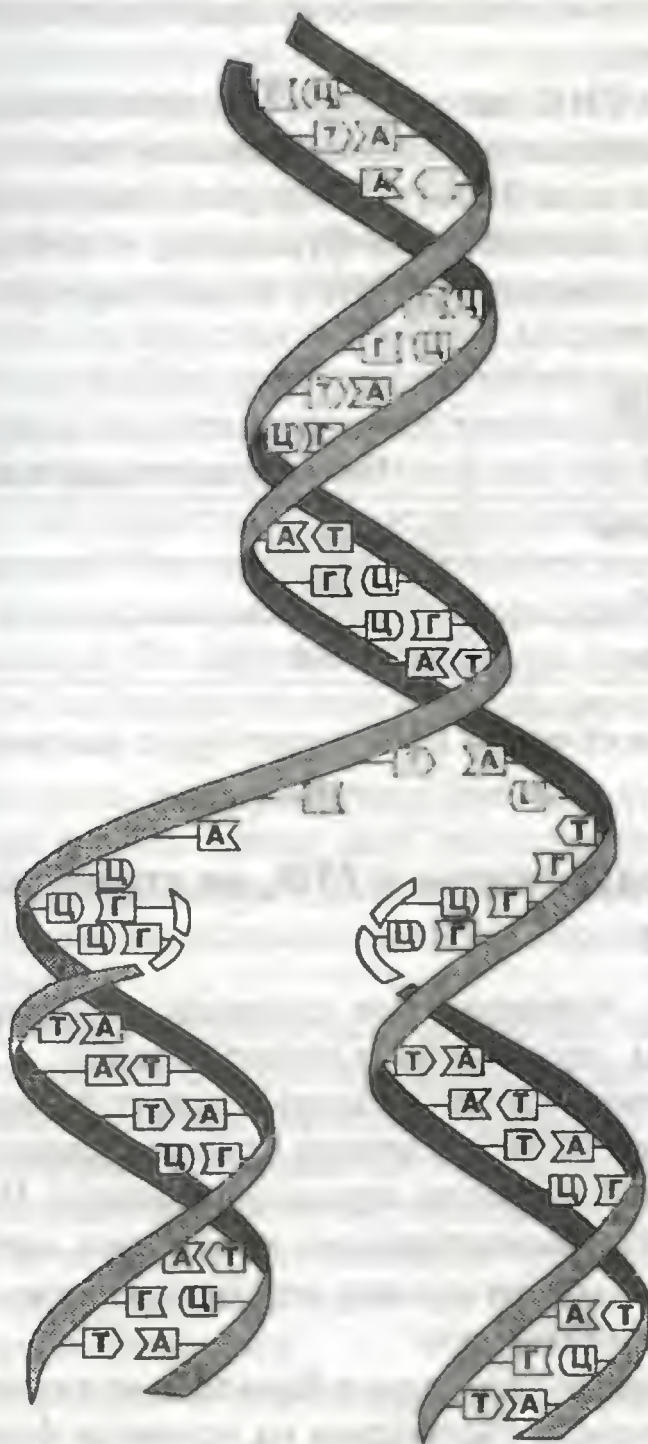


Рис. 3. Репликация ДНК. Двойная спираль «расстегивается» по слабым водородным связям, соединяющим комплементарные основания двух цепей. Каждая из старых цепей служит матрицей для образования новой: нуклеотиды с комплементарными основаниями выстраиваются против старой цепи и соединяются друг с другом [1]

Роль ДНК в наследственности будет рассмотрена в последующих главах.

Молекулы РНК, как правило, одноцепочечные (в отличие от ДНК) и содержат значительно меньшее число нуклеотидов. Выделяют три вида РНК (табл. 6), различающиеся по величине молекул и выполняемым функциям, — информационную (иРНК), рибосомальную (рРНК) и транспортную (тРНК).

Таблица 6

Три вида РНК

РНК	Число нуклеотидов в молекуле
Информационные	До 30 000
Рибосомальные	До 6000
Транспортные	Около 100

Функции всех видов РНК также будут рассмотрены в других главах.

§ 4. Углеводы, жиры и АТФ, их строение и значение

Углеводы. Углеводы, или сахараиды, подразделяются на моносахариды, дисахаридаы и полисахариды.

Моносахариды (простые сахара) состоят из одной молекулы, содержащей от 3 до 6 атомов углерода. *Дисахаридаы* — соединения, образованные из двух моносахаридов. *Полисахариды* являются высокомолекулярными веществами, состоящими из большого числа (от нескольких десятков до нескольких десятков тысяч) моносахаридов.

Разнообразные углеводы в больших количествах содержатся в организмах. Рассмотрим их основные функции. Одна из важнейших — *энергетическая*: именно углеводы служат основным источником энергии для организма. Среди моносахаридов это фруктоза, широко встречающаяся в растениях (прежде всего в плодах), и особенно *глюкоза* (при расщеплении одного ее грамма выделяется 17,6 кДж энергии). Глюкоза содержится в плодах и других частях растений, в крови, лимфе, тканях животных.

Из дисахаридов необходимо выделить *сахарозу* (тростниковый или свекловичный сахар), состоящую из глюкозы и фруктозы, и *лактозу* (молочный сахар), образованную соединением глюкозы и галактозы. Сахароза содержится в растениях (в основном в плодах), а лактоза — в молоке. Они играют важнейшую роль в питании животных и человека.

Большое значение в энергетических процессах имеют такие полисахариды, как *крахмал* и *гликоген*, мономером которых выступает глюкоза. Они представляют собой резервные вещества растений и животных соответственно. При наличии в организме большого количества глюкозы она используется для синтеза этих веществ, которые накапливаются в клетках тканей и органов. Так, крахмал в больших количествах содержится в плодах, семенах, клубнях картофеля; гликоген — в печени, мышцах. По мере необходимости данные вещества расщепляются, поставляя глюкозу в различные органы и ткани организма.

Столь же важна и *структурная* функция углеводов. Например, такие моносахариды, как дезоксирибоза и рибоза, участвуют в формировании нуклеотидов. Различные углеводы входят в состав клеточных стенок (целлюлоза у растений, хитин у грибов).

Липиды (жиры) — органические вещества, нерастворимые в воде (гидрофобные), но хорошо растворяющиеся в органических растворителях (хлороформе, бензине и др.). Их молекула состоит из глицерина и жирных кислот. Разнообразие последних обуславливает многообразие липидов. В мембранах клеток широко встречаются *фосфолипиды* (содержащие, кроме жирных, остаток фосфорной кислоты) и *гликолипиды* (соединения липидов и сахаридов).

Функции липидов — *структурная, энергетическая и защитная*.

Структурной основой клеточной мембраны выступает бимолекулярный (образованный из двух слоев молекул) слой липидов, в который встроены молекулы разнообразных белков (см. главу 4).

При расщеплении 1 г жиров выделяется 38,9 кДж энергии, что примерно вдвое больше, чем при расщеплении 1 г углеводов или белков. Жиры могут накапливаться в клетках раз-

ных тканей и органов (печени, подкожной клетчатке у животных, семенах у растений), в больших количествах образуя значительный запас «топлива» в организме.

Обладая плохой теплопроводностью, жиры играют важную роль в *защите* от переохлаждения (например, слой подкожного жира у китов и ластоногих).

АТФ (аденозинтрифосфат). Он служит в клетках универсальным энергоносителем. Энергия, выделяющаяся при расщеплении органических веществ (жиры, углеводы, белки и т. д.), не может использоваться непосредственно для выполнения какой-либо работы, а запасается первоначально в форме АТФ.

Аденозинтрифосфат состоит из азотистого основания аденина, рибозы и трех молекул (а точнее, остатков) фосфорной кислоты (рис. 4).

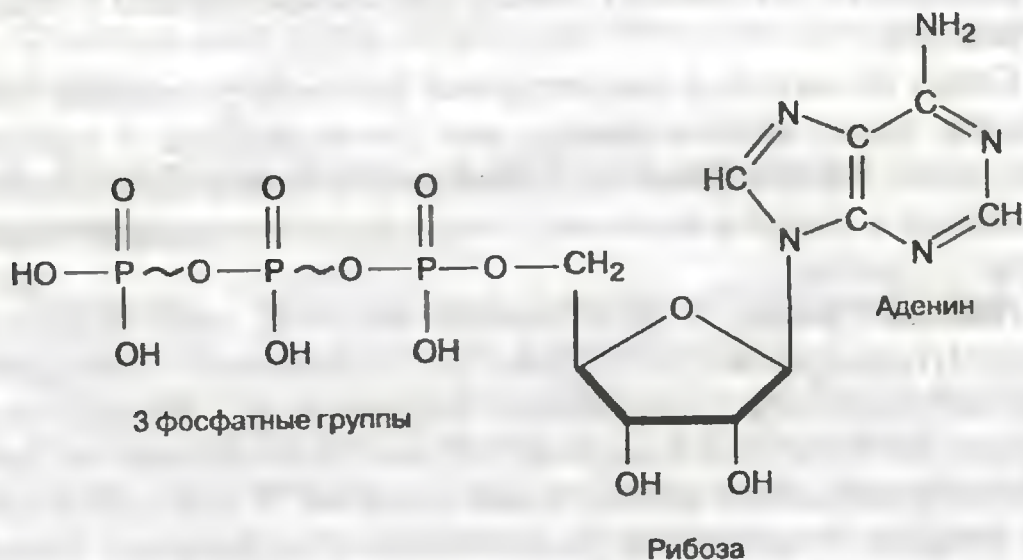
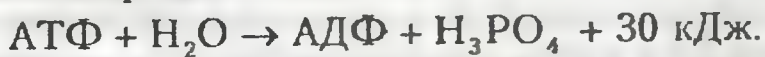


Рис. 4. Состав молекулы АТФ [1]

При отщеплении одного остатка фосфорной кислоты образуется АДФ (аденозиндифосфат) и высвобождается около 30 кДж энергии, которая расходуется на выполнение какой-либо работы в клетке (например, сокращение мышечной клетки, процессы синтеза органических веществ и т. д.):

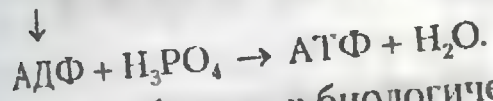


Так как запас АТФ в клетке ограничен, он постоянно восстанавливается за счет энергии, выделяющейся при расщеп-

лении других органических веществ; восстановление АТФ происходит путем присоединения молекулы фосфорной кислоты к АДФ:

Энергия

↓



Таким образом, в биологическом преобразовании энергии можно выделить два основных этапа:

- 1) синтез АТФ — запасание энергии в клетке;
- 2) высвобождение запасенной энергии (в процессе расщепления АТФ) для совершения работы в клетке.

Глава 4. Клетка — структурная и функциональная единица живого

§ 1. Клеточная теория и ее общебиологическое значение. Про- и эукариотная клетки

Клеточная теория, одно из наиболее важных обобщений в биологии, была сформулирована в 1839 г. немецкими учеными — зоологом Теодором Шванном и ботаником Маттиасом Шлейденем.

Появлению клеточной теории предшествовал довольно долгий период накопления данных о строении живых существ. История изучения клеток напрямую связана с изобретением микроскопа и совершенствованием оптической техники. Одним из тех, кто придумал этот инструмент, был великий Галилео Галилей (1610 г.). Первые же микроскопы появились на рубеже XVI–XVII вв.

Английский ученый Роберт Гук в своей книге «Микрография» (1667 г.) впервые описал клеточную структуру растительных тканей. Рассматривая под микроскопом тонкие срезы пробки, сердцевины бузины и т. п., Р. Гук отметил ячеистое строение тканей растений и назвал эти ячейки клетками (рис. 5).

Важнейшие открытия были сделаны в XVII в. и голландским ученым-самоучкой Антоном ван Левенгуком. Он описал одноклеточные организмы (инфузории) и клетки животных (эритроциты, сперматозоиды).

Работы Р. Гука и А. Левенгука послужили толчком для систематических микроскопических исследований различных живых организмов. Уже в XIX в. были выявлены различные внутриклеточные компоненты: ядро (Р. Броун, 1831 г.), протоплазма (Я. Пуркинье, 1837 г.), хромосомы (В. Флемминг, 1880 г.), митохондрии (К. Бенуа, 1894 г.) аппарат Гольджи (К. Гольджи, 1898 г.).

Новый этап в изучении тонкого строения клеток начался с момента изобретения электронного микроскопа (1938 г.). Данный инструмент позволяет исследовать строение мельчайших внутриклеточных компонентов и в сочетании с биохимическими и молекулярно-биологическими методами определять их функции.



Рис. 5. а — микроскоп Роберта Гука: при помощи которого он изучал микроскопическое строение пробки; б — и сделанный им рисунок [2]

Основное значение теории Т. Шванна и М. Шлейдена заключается в том, что они показали принципиальное сходство клеток растений и животных. Это положение явилось важнейшим доказательством единства живой природы. Столь же значимо и представление о самостоятельной жизнедеятельности каждой отдельной клетки. Современная наука подтверждает основные положения теории Т. Шванна и М. Шлейдена. Действительно, все известные живые организмы состоят из клеток (о вирусах мы уже говорили в главе 2), т. е. клетка выступает *структурной единицей живого*. На клеточном уровне мы обнаруживаем проявление таких фундаментальных свойств живого, как способность к самовоспроизведению, обмен веществ, наследственность и изменчивость, раздражимость и движение, индивидуальное развитие. Следовательно, клетка это и *функциональная единица живого*.

В работах Р. Вирхова (1855—1858 гг.) был сформулирован тезис «всякая клетка от клетки», т. е. речь идет об образовании новых клеток путем деления исходной (материнской). Сегодня это признано как биологический закон (нет иных путей образования клеток и увеличения их числа).

Обобщая все изложенное выше, сформулируем основные положения клеточной теории:

- ♦ клетка служит структурной и функциональной единицей живого;
- ♦ клетки разных организмов сходны по своей организации;
- ♦ размножение клеток происходит путем деления исходной материнской клетки.

Про- и эукариотная клетки. Существуют два уровня клеточной организации: прокариотная клетка (у прокариот — бактерий и архебактерий) и эукариотная клетка (у эукариот — протистов, растений, грибов и животных). Главное различие между ними заключается в отсутствии оформленного ядра у прокариотной клетки и наличии его в эукариотной. Кроме того, существуют различия и в составе других внутриклеточных компонентов (табл. 7).

Таблица 7

Различия в строении про- и эукариотных клеток

Компоненты клетки	Прокариотная клетка	Эукариотная клетка
Плазмалемма	Имеется	Имеется
Клеточная стенка	Имеется	Имеется у растений и грибов, отсутствует у животных
Цитоплазма	Имеется	Имеется
Ядро	Отсутствует (имеется его гомолог — нуклеонд)	Имеется
Эндоплазматическая сеть	Отсутствует	Имеется
Аппарат Гольджи	Отсутствует	Имеется
Митохондрии	Отсутствуют	Имеются
Пластиды	Отсутствуют	Имеются (у фотосинтезирующих протистов и растений)
Лизосомы	Отсутствуют	Имеются
Рибосомы	Имеются	Имеются
Вакуоли	Отсутствуют	Имеются
Жгутики	Имеются (иного строения и химического состава, чем у эукариот)	Имеются (иного строения и химического состава, чем у прокариот)
Деление	Простое	Митоз, мейоз

Прокариотная клетка. Вероятно, прокариотная клетка (рис. 6) возникла около 3,5 млрд лет назад. Устроена она намного проще, чем эукариотная, которая от нее впоследствии и произошла. Размеры прокариотных клеток невелики — от 0,1 до 5–7 мкм (1 мкм = 0,001 мм). Снаружи она ограничена *плазмалеммой* (плазматической мембраной), отделяющей ее содержимое (цитоплазму) от окружающей среды. (О строении и функциях различных компонентов клетки см главу 4, § 1.) Снаружи плазмалеммы располагается *клеточная стенка*, играющая защитную функцию. В центральной зоне цитоплазмы (жидком содержимом клетки) находится *нуклеоид* — кольцевая молекула ДНК, имеющая вид « клубка шток » и прикрепленная в одной точке к плазмалемме. По всей цитоплазме рассеяны маленькие округлые тельца — *рибосомы*.

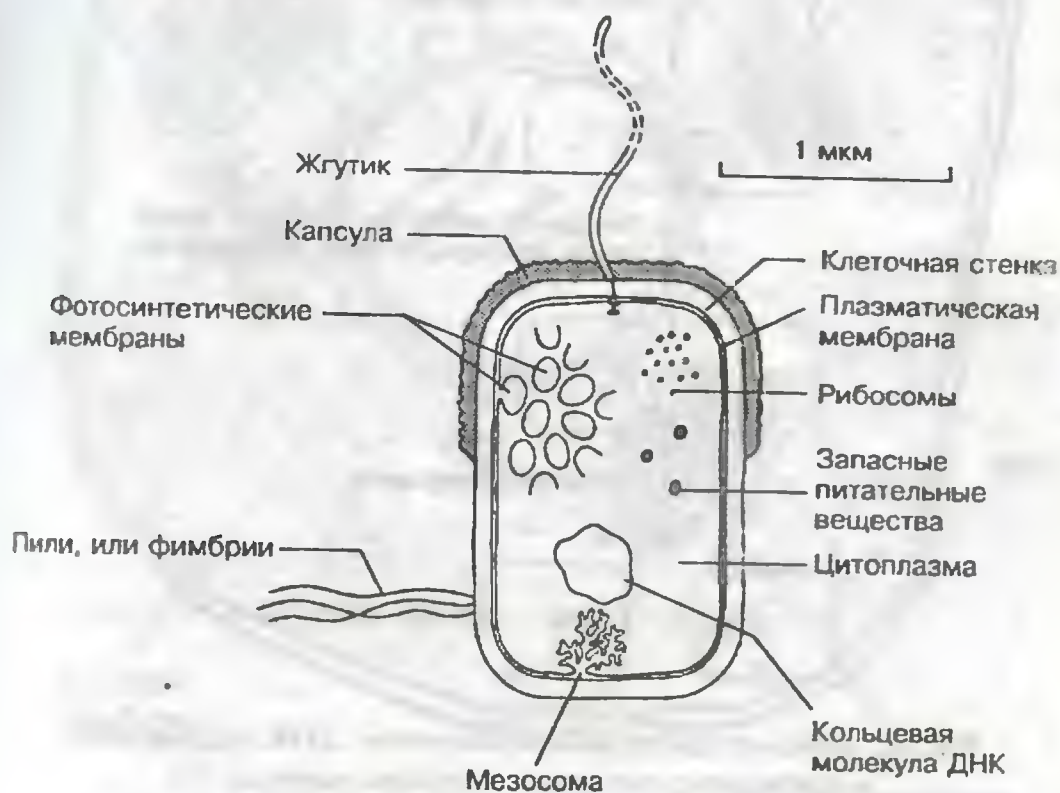


Рис. 6. Обобщенная схема строения клетки палочковидной бактерии. Справа указаны структуры, встречающиеся в каждой клетке, слева — встречающиеся не во всех клетках [3]

В прокариотных клетках есть также *мезосомы*, глубокие впячивания наружной мембраны в цитоплазму. По своей функции они аналогичны митохондриям эукариотной клетки.

У фотосинтезирующих прокариот (например, цианобактерий) имеются тилакоиды, крупные вмячивания плазмалеммы, несущие фотосинтезирующие пигменты. Они соответствуют по своей функции хлоропластам эукариот.

Существенно отличаются прокариотные клетки от эукариотных и способом клеточного деления (рис. 7) (см. главу 6).

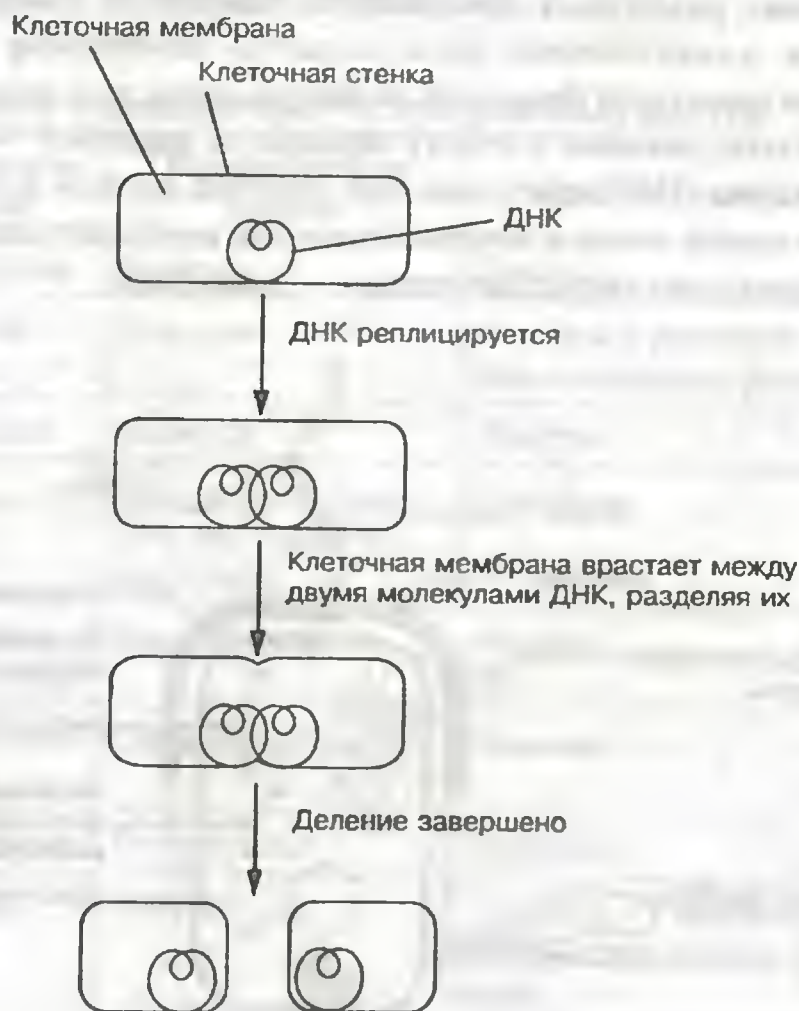


Рис. 7. Деление бактериальной клетки. ДНК удваивается и расходится по двум дочерним клеткам [1]

§ 2. Основные компоненты эукариотной клетки

Эукариотные клетки (рис. 8 и 9) организованы значительно сложнее прокариотных. Весьма разнообразны они и по своим размерам (от нескольких микрометров до нескольких сантиметров), и по форме, и по структурным особенностям (рис. 10).

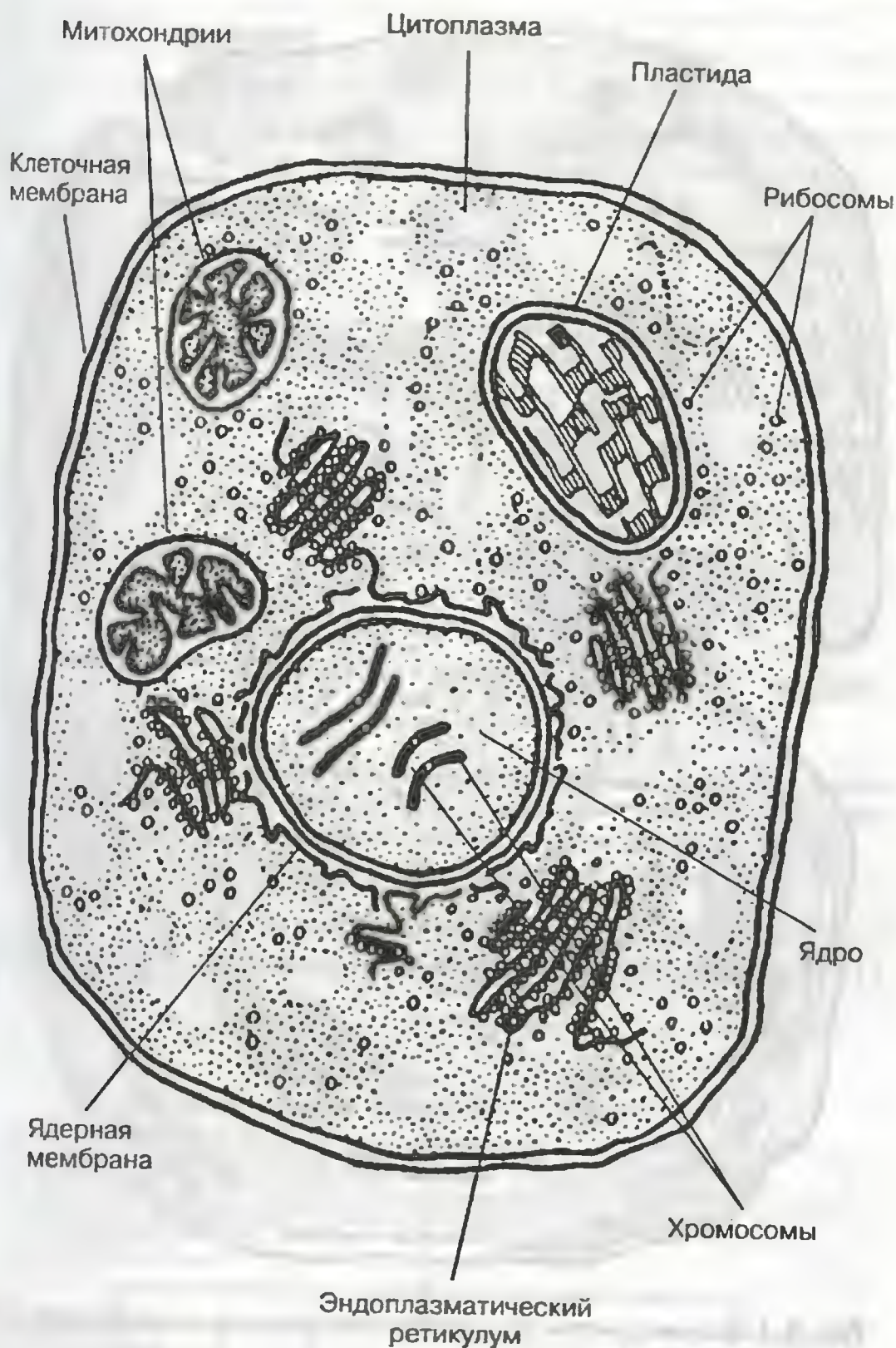


Рис. 8. Строение клетки эукариот. Обобщенная схема [4]

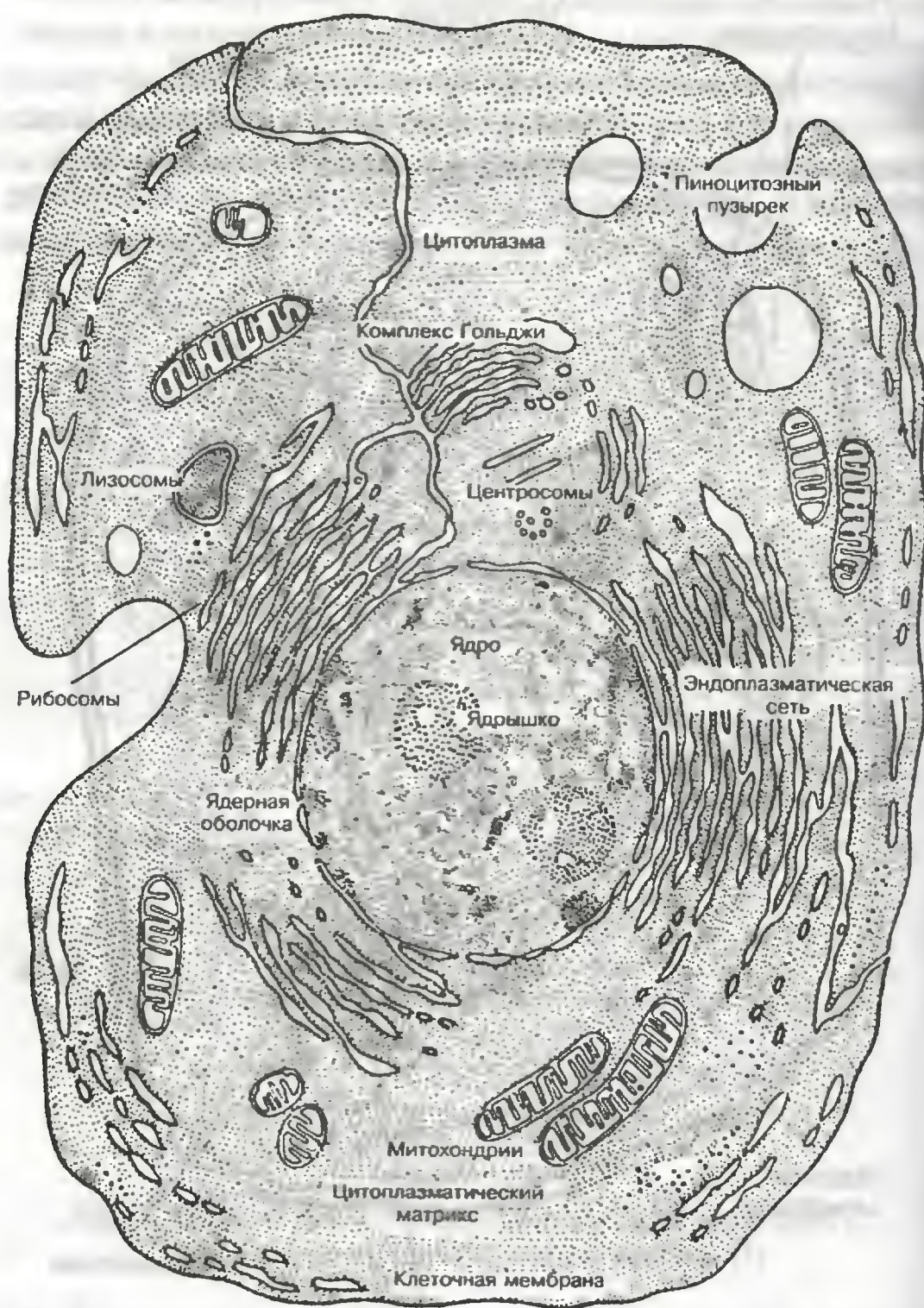


Рис. 9. Строение клетки по данным электронной микроскопии [5]

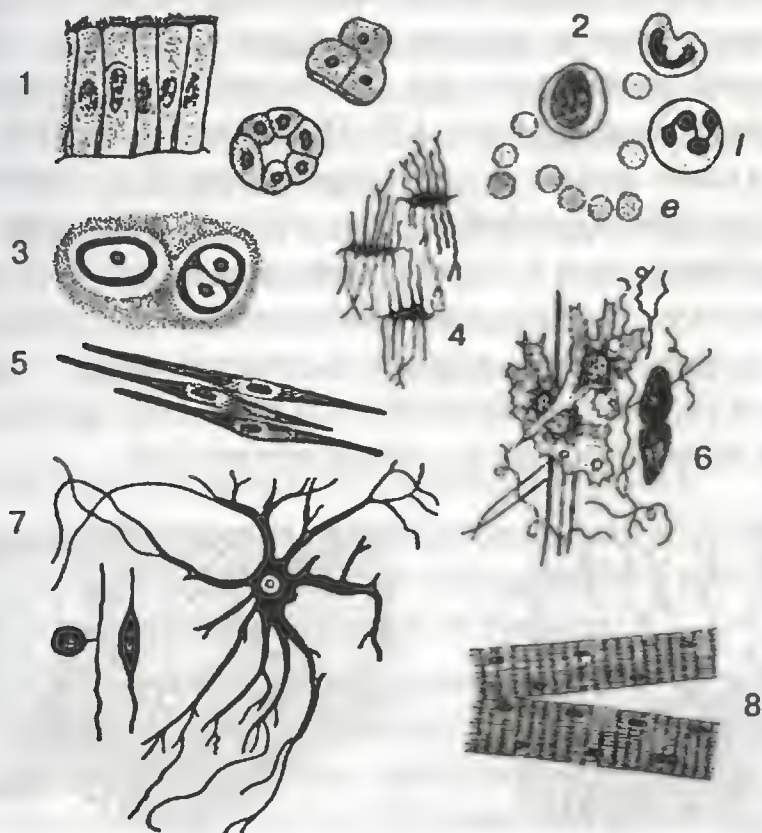


Рис. 10. Разные эукариотные клетки: 1 — эпителиальная; 2 — крови (е — эритроцит, л — лейкоцит); 3 — хряща; 4 — кости; 5 — гладкая мышечная; 6 — соединительной ткани; 7 — нервные клетки; 8 — поперечно-полосатое мышечное волокно [2]

Однако общая организация и наличие основополагающих компонентов у всех эукариотных клеток одинаковы (рис. 11).

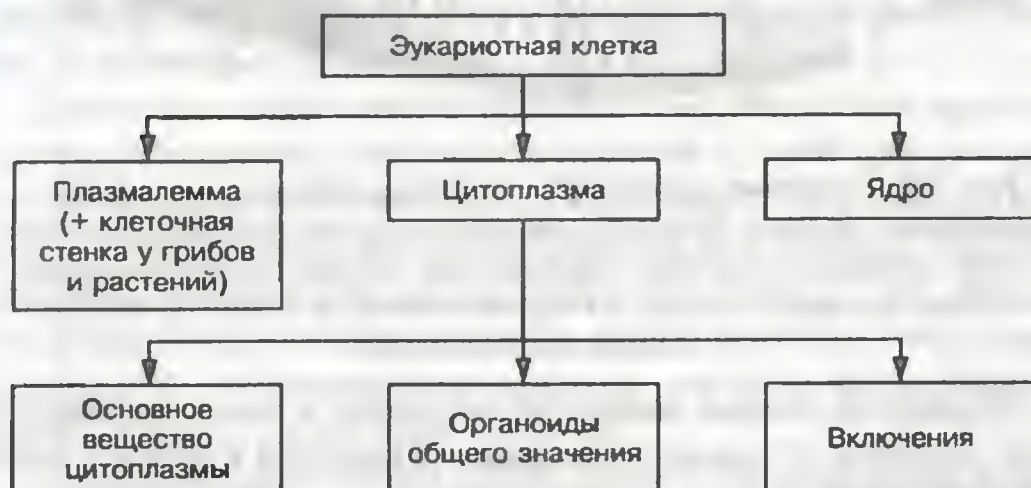


Рис. 11. Эукариотная клетка (схема)

Плазмалемма (наружная клеточная мембрана). Основу плазмалеммы, как и других мембран в клетках (например, митохондрий, пластид и т. д.), составляет слой липидов, имеющий два ряда молекул (рис. 12). Поскольку молекулы липидов полярны (один полюс у них гидрофилен, т. е. притягивается водой, а другой гидрофобен, т. е. отталкивается от воды), то и располагаются они в определенном порядке. Гидрофильные концы молекул одного слоя направлены в сторону водной среды — в цитоплазму клетки, а другого слоя — наружу от клетки — в сторону межклеточного вещества (у многоклеточных) или водной среды (у одноклеточных).

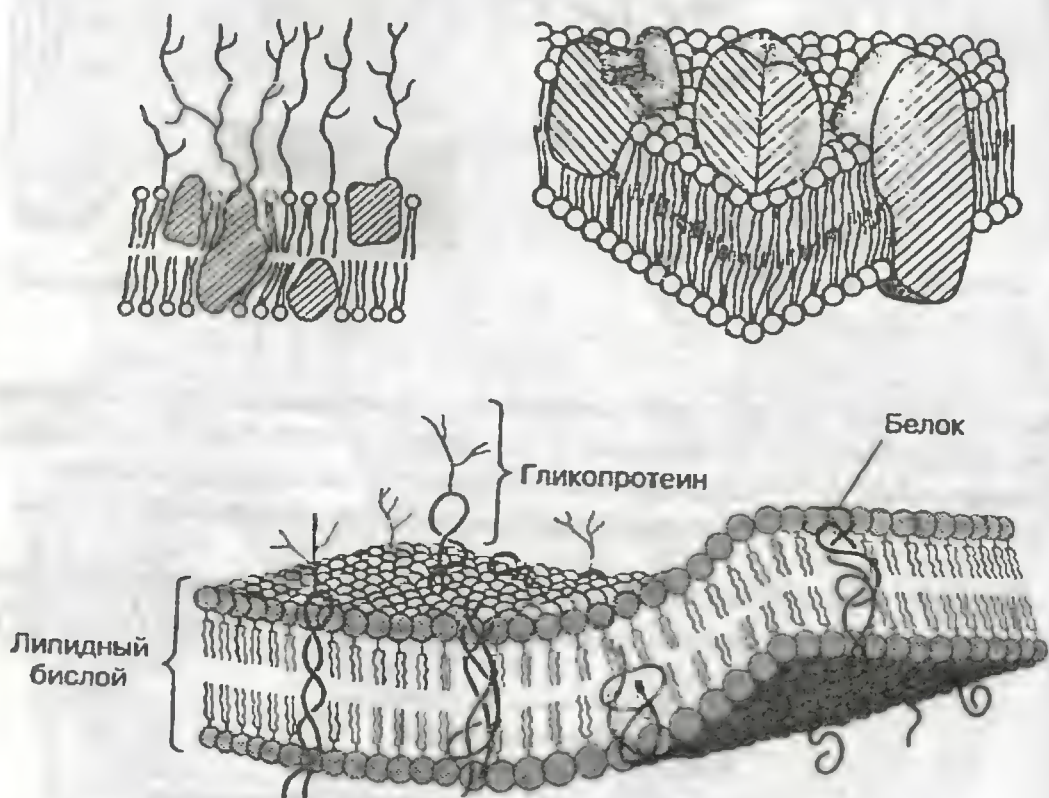


Рис. 12. Строение клеточной мембраны согласно жидкостно-мозаичной модели. Белки и гликопротеины погружены в двойной слой липидных молекул, обращенных своими гидрофильными концами (кружки) наружу, а гидрофобными (волнистые линии) — в глубь мембраны [6]

Молекулы белков мозаично встроены в бимолекулярный слой липидов. С внешней стороны животной клетки к липидам и молекулам белков плазмалеммы присоединяются молекулы полисахаридов, образуя гликолипиды и гликопротеины.

Эта совокупность формирует слой *гликокаликса*. С ним связана *рецепторная функция* плазмалеммы (см. ниже); также в нем могут накапливаться различные вещества, используемые клеткой. Кроме того, гликокаликс усиливает механическую устойчивость плазмалеммы.

В клетках растений и грибов есть еще клеточная стенка, играющая опорную и защитную роль. У растений она состоит из целлюлозы, а у грибов — из хитина.

Наружная клеточная мембрана выполняет ряд функций, среди которых:

- *механическая* (опорная, формообразующая);
- *барьерно-транспортная* (избирательная проницаемость в отношении разных веществ: поступление в клетку необходимых и выведение ненужных и вредных);
- *рецепторная* (определение различных химических веществ, оказавшихся в непосредственной близости от клетки; восприятие сигналов в виде гормонов; узнавание «чужого» белка клетками иммунной системы и т. д.).

Обмен веществ между клеткой и окружающей средой осуществляется разными способами — пассивными и активными.

Молекулы воды и различных ионов пассивно (за счет диффузии, осмоса), без затраты клеткой энергии, поступают через особые поры — это *пассивный транспорт*. Макромолекулы, такие как белки, полисахариды, даже целые клетки, поступают путем *фагоцитоза* и *пиноцитоза* с затратой энергии — *активный транспорт*.

Путем фагоцитоза поглощаются целые клетки или крупные частицы (например, вспомните питание у амёб или фагоцитоз защитными клетками крови бактерий). При пиноцитозе происходит поглощение мелких частиц или капелек жидкого вещества. Общим для обоих процессов является то, что поглощаемые вещества окружаются впячивающейся наружной мембраной с образованием вакуоли, которая затем перемещается в глубь цитоплазмы клетки.

Экзоцитоз представляет собой процесс (будучи также активным транспортом), противоположный по направлению фагоцитозу и пиноцитозу (рис.13). С его помощью могут выводиться

переваренные остатки пищи у простейших либо образованные в секреторной клетке биологически активные вещества.

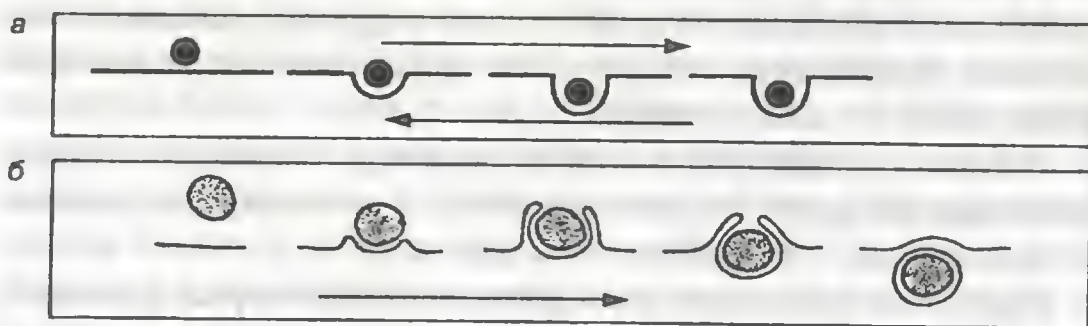


Рис. 13. Схемы: а — эндоцитоза и экзоцитоза; б — фагоцитоза [6]

Цитоплазма. Цитоплазма — это содержимое клетки, ограниченное плазмалеммой, за исключением ядра. В ее составе выделяют *основное вещество (гиалоплазму), органоиды и включения*.

Гиалоплазма — вязкая жидкость, способная находиться в состоянии либо *золя* (жидком), либо *геля* (студнеобразном).

При необходимости цитоплазма способна обратимо переходить из одного состояния в другое. Например, при амебном движении (вспомните раздел «Простейшие» из курса зоологии) в ходе образования ложноножки происходят быстрые переходы цитоплазмы из геля в золь и наоборот. Это обусловлено наличием в цитоплазме большого количества нитевидных молекул из белка *актина*. Когда они, соединяясь друг с другом, образуют трехмерную сеть, цитоплазма находится в состоянии геля, а когда сеть распадается — в состоянии золя.

В гиалоплазме содержатся различные вещества — ферменты, белки, углеводы, жиры и другие, органические и минеральные. Здесь осуществляются различные химические процессы — расщепление веществ, их синтез и модификации (изменения).

Органоиды. Это постоянные компоненты клетки с определенным строением и функциями, находящиеся в ее цитоплазме. В дальнейшем речь будет идти об *органоидах общего назначения*, присущих любым типам клеток всех эукариот. С ними связано обеспечение жизнедеятельности последних. *Органоиды специального назначения* встречаются только в клетках определенного (узкоспециализированного) типа — например, миофибриллы в мышечных клетках.

Органоиды общего назначения имеют одинаковое строение независимо от того, каким клеткам и каких организмов они принадлежат. Но среди них выделяют группы с мембранным (*эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, митохондрии, пластиды, лизосомы, вакуоли*), а также немембранным (*рибосомы, клеточный центр*) строением.

Эндоплазматическая сеть (ЭПС). ЭПС состоит из мембран и представляет собой сложно разветвленную систему канальцев и цистерн, пронизывающую всю цитоплазму клетки (рис. 14). Различают два вида ЭПС — *шероховатую* и *гладкую*. К мембранам шероховатой (со стороны цитоплазмы) прикрепляются рибосомы, а на гладкой их нет.

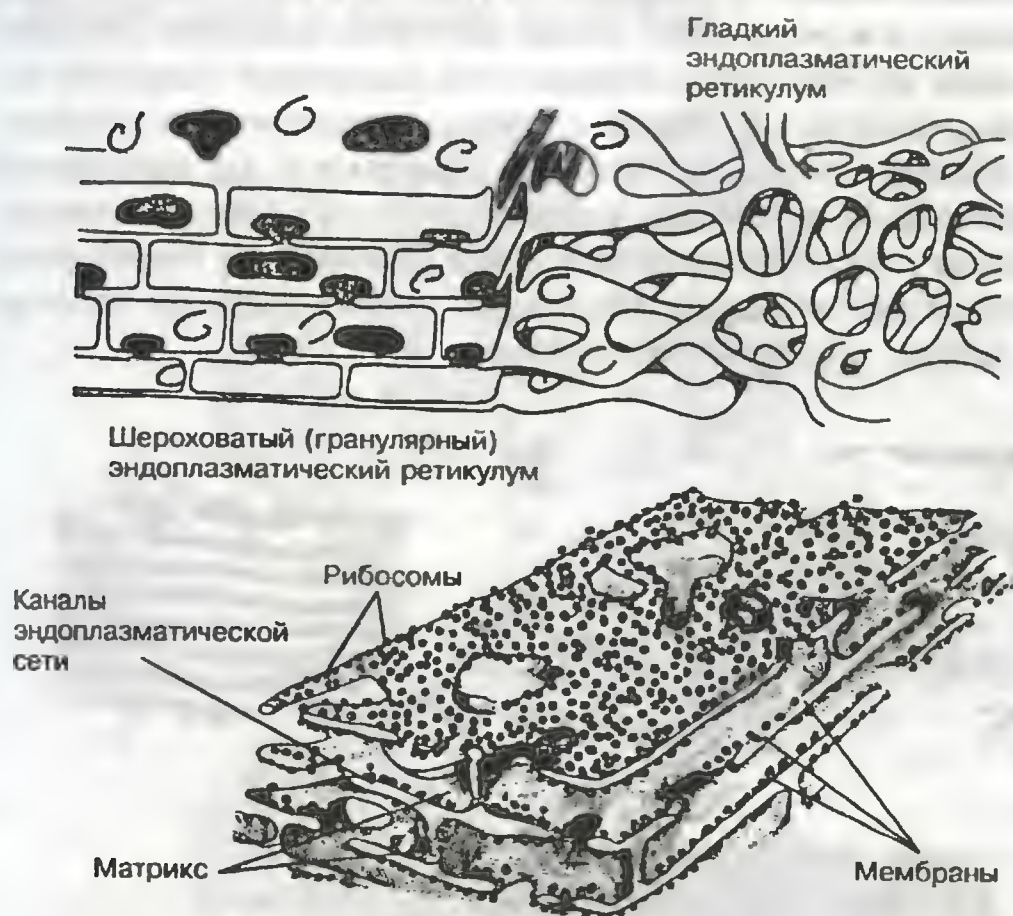


Рис. 14. Эндоплазматическая сеть [1, 7]

Эндоплазматическая сеть выполняет в эукариотной клетке ряд важнейших функций:

- *разграничивающую* (разделение внутреннего объема клетки на различные реакционные пространства);

- участие в синтезе органических веществ (на мембранах шероховатой ЭПС располагаются рибосомы, а на гладкой — ферментные комплексы, обеспечивающие синтез липидов, углеводов и т. д.);
- участие в формировании элементов аппарата Гольджи, лизосом;
- транспорт веществ.

Аппарат Гольджи. Аппарат Гольджи (АГ) представляет собой систему цистерн (плоских вакуолей) и пузырьков (везикул), расположенную в непосредственной близости от ядра клетки, которые образуются за счет ЭПС в результате отделения небольших ее фрагментов (рис. 15). При слиянии этих фрагментов и возникают новые цистерны аппарата Гольджи, при этом из ЭПС транспортируются различные вещества, которые участвуют в сборке сложных органических соединений (белки + углеводы, белки + липиды и т. д.), выводимых с помощью АГ за пределы клетки. Эти биологически активные вещества либо выводятся из клетки (с помощью секреторных вакуолей путем экзоцитоза), либо входят в состав лизосом (см. ниже), образующихся за счет АГ.

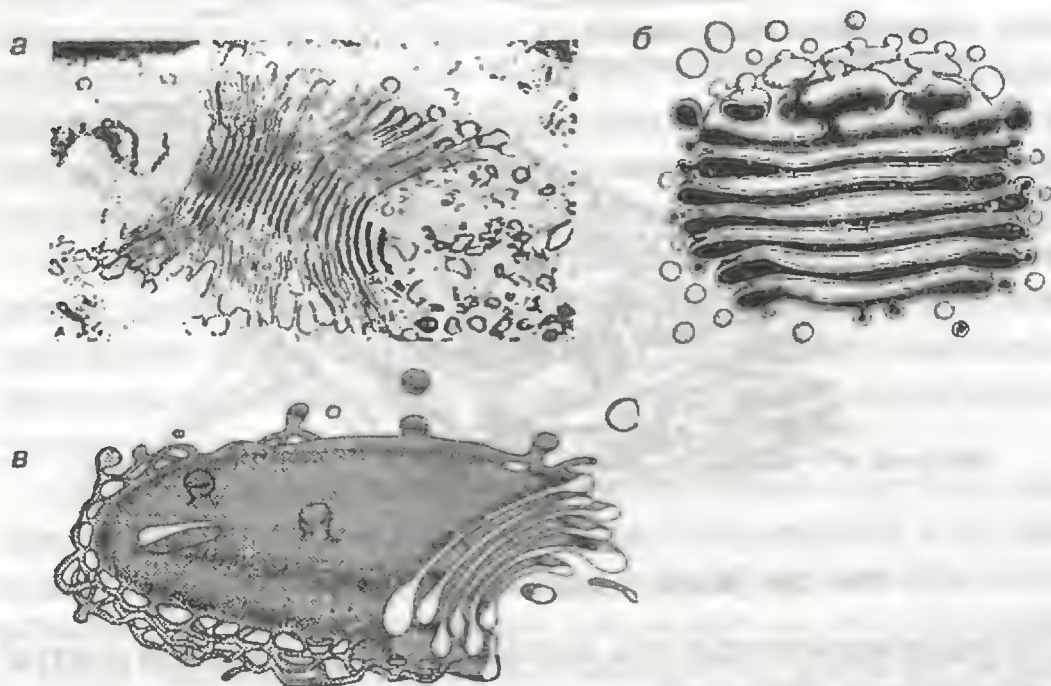


Рис. 15. Аппарат Гольджи: а — в клетке простейшего *Euglena*; б, в — схематическое трехмерное изображение аппарата Гольджи [1]

Аппарат Гольджи выполняет следующие функции:

- *синтез биологически активных веществ, вырабатываемых клеткой;*
- *секрецию (выведение из клетки) различных веществ (гормонов, ферментов, веществ, из которых строится клеточная стенка, и т. п.);*
- *участие в образовании лизосом.*

Митохондрии. Митохондрии есть у всех типов эукариотных клеток (рис. 16). Они имеют вид либо округлых телец, либо палочек, реже — нитей. Их размеры колеблются от 1 до 7 мкм. Число митохондрий в клетке составляет от нескольких сотен до десятков тысяч (у крупных простейших).

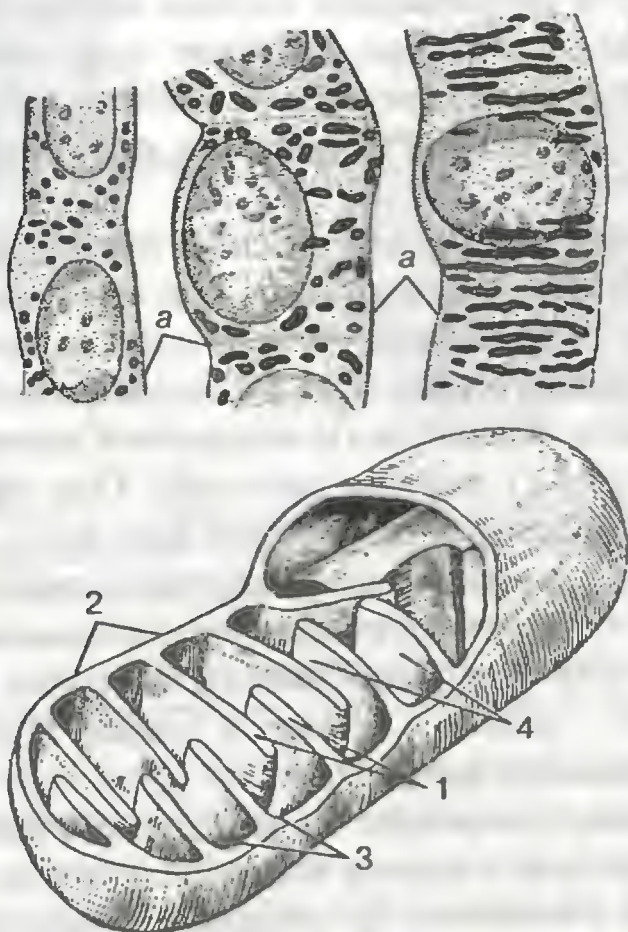


Рис. 16. Митохондрии. Вверху — митохондрии (a) в мочевых канальцах, видимые в световом микроскопе. Внизу — грехмерная модель организации митохондрии: 1 — кристы; 2 — внешняя мембрана; 3 — внутренняя мембрана; 4 — матрикс [7]

Митохондрия образована двумя мембранами — *внешней* и *внутренней*, между которыми расположено *межмембранное пространство*. Внутренняя мембрана образует множество выпячиваний — *кrist*, представляющих собой либо пластины, либо трубочки. Такая ее организация обеспечивает огромную площадь внутренней мембраны. На ней располагаются ферменты, обеспечивающие преобразование энергии, заключенной в органических веществах (углеводах, липидах), в энергию АТФ, необходимую для жизнедеятельности клетки. Следовательно, функция митохондрий — участие в *энергетических* клеточных процессах. Именно поэтому большое количество митохондрий присуще, например, мышечным клеткам, выполняющим большую работу.

Пластиды. В растительных клетках обнаруживаются особые органеллы — *пластиды*, имеющие чаще веретеновидную или округлую форму, иногда более сложную. Различают три вида пластид — *хлоропласты* (рис. 17), *хромопласты* и *лейкопласты*.

Хлоропласты отличаются зеленым цветом, который обусловлен пигментом — *хлорофиллом*, обеспечивающим процесс *фотосинтеза*, т. е. синтеза органических веществ из воды (H_2O) и углекислого газа (CO_2) с использованием энергии солнечного света. Хлоропласты содержатся преимущественно в клетках листьев (у высших растений). Они сформированы двумя параллельно расположенными друг другу мембранами, окружающими содержимое хлоропластов — *строму*. Внутренняя мембрана образует многочисленные уплощенные мешочки — *тилакоиды*, которые сложены в стопки (наподобие стопки монет) — *граны* — и лежат в строме. Именно в тилакоидах и содержится хлорофилл.

Хромопласты определяют желтый, оранжевый и красный цвет многих цветков и плодов, в клетках которых присутствуют в большом количестве. Основными пигментами в их составе являются *каротины*. Функциональное назначение хромопластов состоит в цветовом привлечении животных, обеспечивающих опыление цветков и распространение семян.

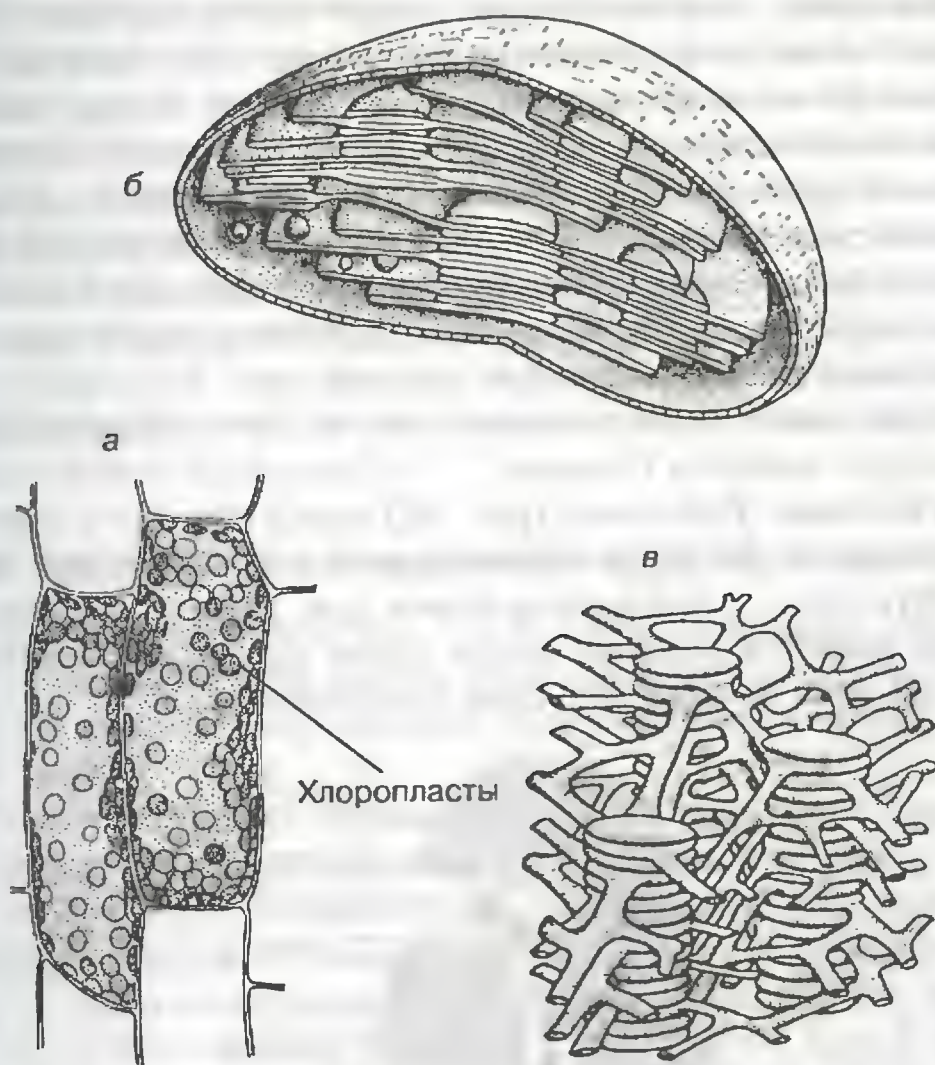


Рис. 17. Пластиды: а — хлоропласты в клетках листа элодеи, видимые в световом микроскопе; б — схема внутреннего строения хлоропласта с гранами, представляющими собой стопки плоских мешочков, расположенных перпендикулярно поверхности хлоропласта; в — более подробная схема, на которой видны анастомозирующие трубочки, соединяющие отдельные камеры гран [7]

Лейкопласты — это бесцветные пластиды, содержащиеся в клетках подземных частей растений (например, в клубнях картофеля), семян и сердцевины стеблей. В лейкопластах, главным образом, происходит образование из глюкозы крахмала и накопление его в запасующих органах растений.

Пластиды одного вида могут превращаться в другой. Например, при осеннем изменении цвета листьев хлоропласты превращаются в хромопласты.

Лизосомы. Эти органоиды имеют вид пузырьков, окруженных мембраной, диаметром до 2 мкм. Они содержат несколько десятков ферментов, расщепляющих белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды и липиды. Функция лизосом — участие в процессах внутриклеточного расщепления сложных органических соединений (например, пищевых веществ или веществ «отработавших» клеточных компонентов). Лизосомы сливаются с фагоцитарными (или пиноцитарными) вакуолями, образуя пищеварительную вакуоль.

Образование лизосом происходит за счет отпочковывания от цистерн аппарата Гольджи.

Рибосомы. Рибосомы (рис. 18) присутствуют в клетках как эукариот, так и прокариот, поскольку выполняют важную функцию в *биосинтезе белков* (см. главу 5). В каждой клетке имеются десятки, сотни тысяч (до нескольких миллионов) этих мелких округлых органоидов.

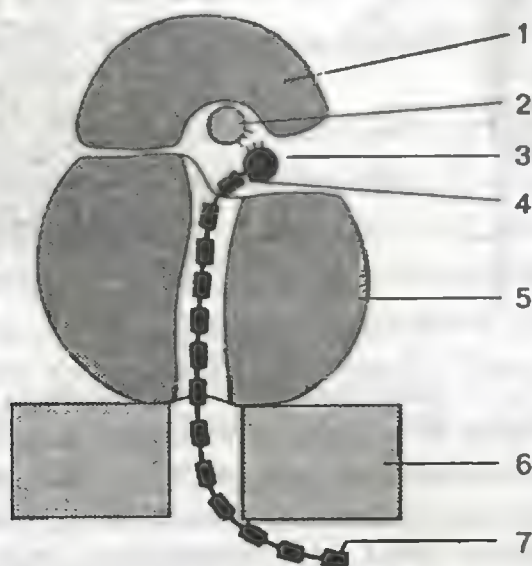


Рис. 18. Схема строения рибосомы, сидящей на мембране эндоплазматической сети: 1 — малая субъединица; 2 — иРНК; 3 — аминокил-тРНК; 4 — аминокислота; 5 — большая субъединица; 6 — мембрана эндоплазматической сети; 7 — синтезируемая полипептидная цепь [8]

Рибосома состоит из двух неравных субъединиц (частей). Они образуются отдельно и объединяются, «охватывая» информационную РНК, в процессе синтеза белковой молекулы. В состав рибосом входят различные белки и рибосомальные РНК.

Клеточные включения. Так называются непостоянные компоненты в клетке, присутствующие в основном в веществе цитоплазмы в виде зерен, гранул или капелек. Включения могут быть окружены мембраной или же не окружаются ею.

В функциональном отношении выделяют три вида включений: *запасные питательные вещества* (крахмал, гликоген, жиры, белки), *секреторные включения* (вещества, характерные для железистых клеток, продуцируемые ими, — гормоны желез внутренней секреции и т. п.) и *включения специального назначения* (в узкоспециализированных клетках, например гемоглобин в эритроцитах).

§ 3. Организация клеточного ядра. Хромосомы

Клеточное ядро (см. рис. 8 и 9) имеет важнейшее значение в жизнедеятельности клетки, поскольку служит хранилищем наследственной информации, содержащейся в хромосомах (см. ниже).

Ядро ограничено ядерной оболочкой, отделяющей его содержимое (*кариоплазму*) от цитоплазмы. Оболочка состоит из двух мембран, разделенных промежутком. Обе они пронизаны многочисленными порами, благодаря которым возможен обмен веществами между ядром и цитоплазмой. В ядре клетки у большинства эукариот находится от 1 до 7 *ядрышек*. С ними связаны процессы синтеза РНК и тРНК.

Основные компоненты ядра — *хромосомы*, образованные из молекулы ДНК и различных белков. В световом микроскопе они хорошо различимы лишь в период клеточного деления (*митоза, мейоза*). В неделящейся клетке хромосомы имеют вид длинных тонких нитей, распределенных по всему объему ядра.

Во время деления клеток хромосомные нити образуют плотные спирали, вследствие чего становятся видимыми (с помощью обычного микроскопа) в форме палочек, «шпилек». Весь объем генетической информации распределен между хромосомами ядра. В процессе их изучения были выявлены следующие закономерности:

- в ядрах соматических клеток (т. е. клеток тела, неполовых) у всех особей одного вида содержится одинаковое количество хромосом, составляющих *набор хромосом* (рис. 19);

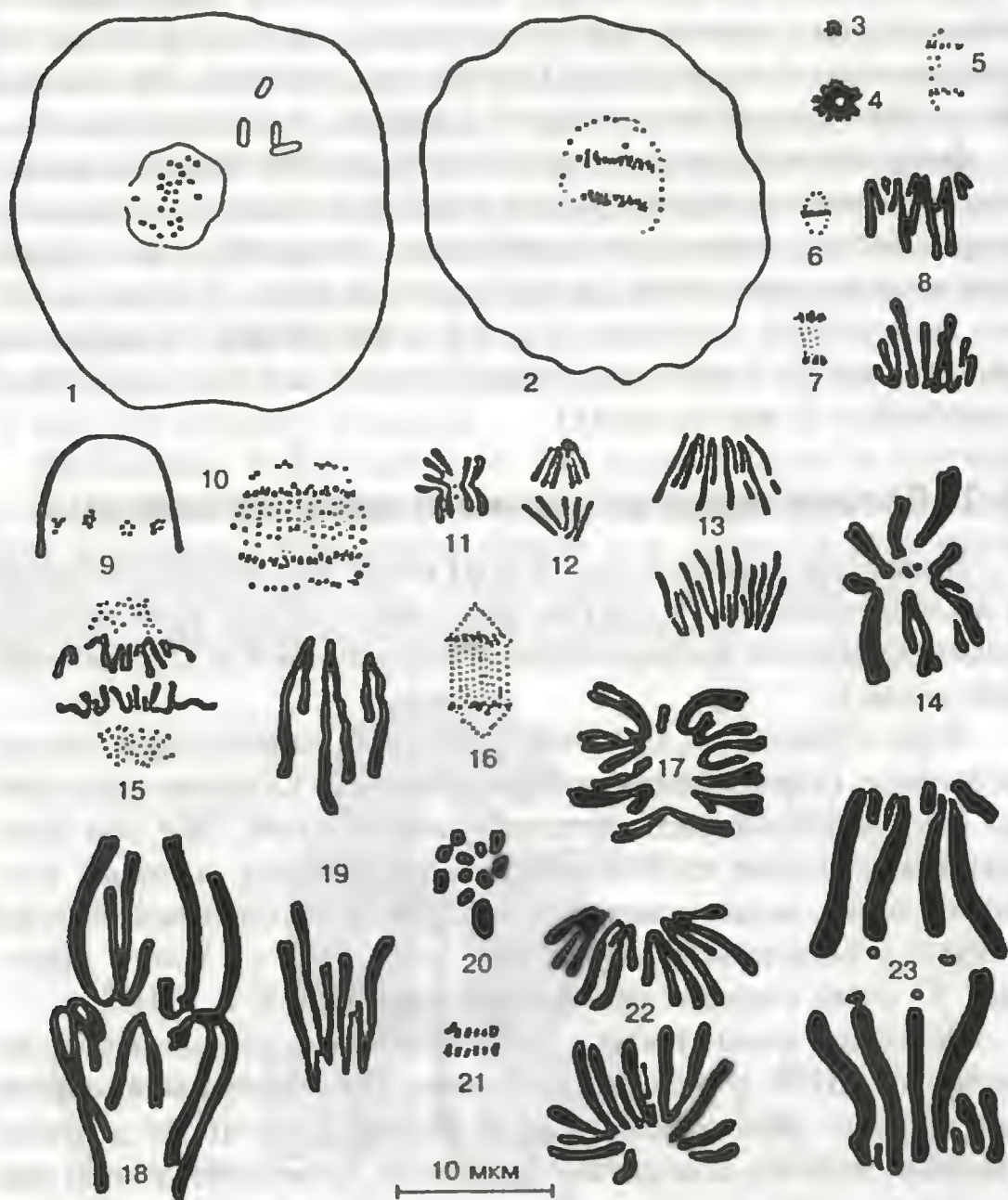


Рис. 19. Хромосомы разных видов растений и животных, изображенные в одном масштабе: 1, 2 — амеба; 3, 4 — диатомовые водоросли; 5–8, 18, 19 — зеленые водоросли; 9 — мухомор; 10 — липа; 11–12 — дрозофила; 13 — семга; 14 — скерда (семейство сложноцветных); 15 — растение из семейства ароидных; 16 — бабочка-хохлатка; 17 — насекомое из семейства саранчовых; 20 — клоп-водомерка; 21 — цветочный клоп; 22 — земноводное амбистома; 23 — алоэ (семейство лилейных) [7]

➤ для каждого вида характерен свой хромосомный набор по их количеству (например, у человека 46 хромосом, у мушки

дрозофилы — 8, у аскариды — 4, у речного рака — 196, у лошади — 66, у кукурузы — 104);

- хромосомы в ядрах соматических клеток могут быть сгруппированы парами, получившими название *гомологичных хромосом* на основании их сходства (по строению и функциям);
- в ядрах половых клеток (гамет) из каждой пары гомологичных хромосом содержится только одна, т. е. общий набор хромосом вдвое меньше, чем в соматических клетках;
- одинарный набор хромосом в половых клетках называется *гаплоидным* и обозначается буквой *n*, а в соматических — *диплоидным* ($2n$).

Из изложенного ясно, что каждая пара гомологичных хромосом образована объединением отцовских и материнских хромосом при оплодотворении, т. е. слиянии половых клеток (гамет). И наоборот, при образовании половых клеток из каждой пары гомологичных хромосом в гамету попадает только одна.

Хромосомы *разных* гомологичных пар отличаются по размерам и форме (рис. 20 и 21).

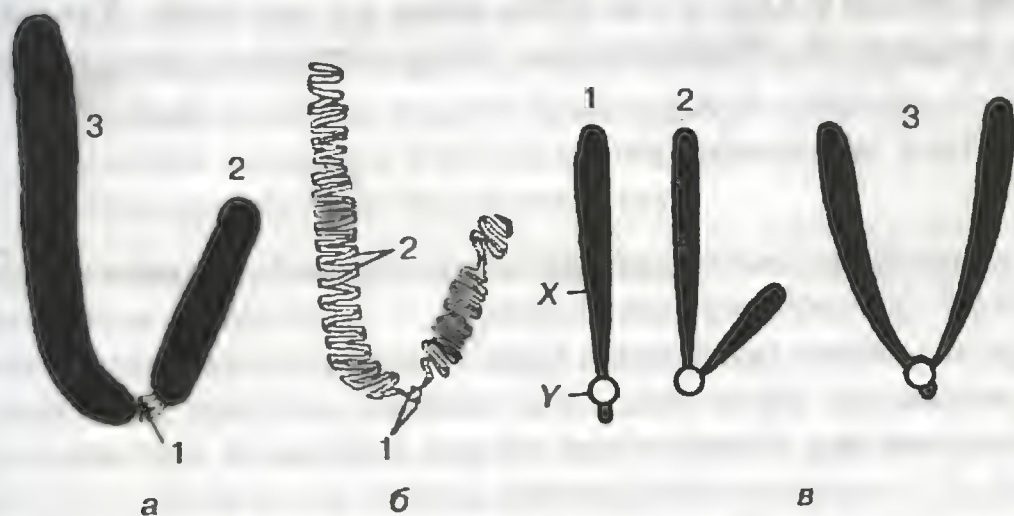


Рис. 20. Строение и типы хромосом: а — внешний вид (1 — центромера; 2 — короткое плечо; 3 — длинное плечо); б — внутренняя структура той же хромосомы (1 — центромера; 2 — молекулы ДНК); в — типы хромосом (1 — одноплечая; 2 — разноплечая; 3 — равноплечая: X — плечо, Y — центромера)

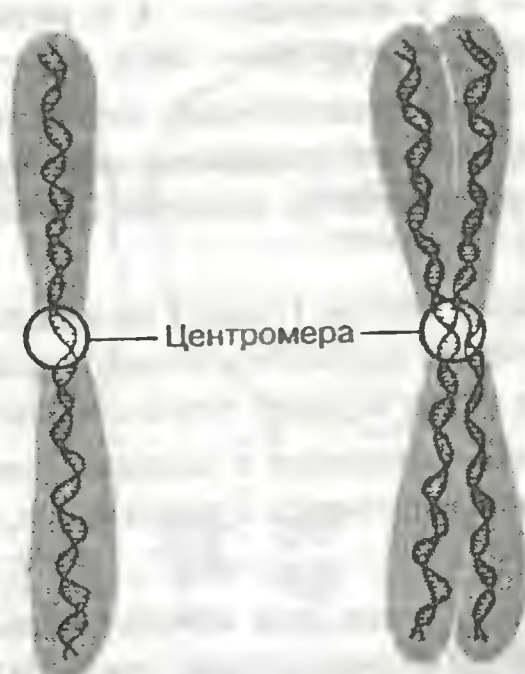


Рис. 21. Хромосома состоит из ДНК и белков. Молекула ДНК реплицируется. Две идентичные двойные спирали ДНК остаются соединенными в области центромеры. Эти копии превращаются в отдельные хромосомы позднее, во время деления клетки [7]

В теле хромосом выделяют *первичную перетяжку* (называемую *центромерой*), к которой прикрепляются нити *веретена деления*. Она делит хромосому на два *плеча*. Хромосомы могут быть равноплечими, разноплечими и одноплечими.

Глава 5. Обмен веществ

§ 1. Метаболизм как единство ассимиляции и диссимиляции

Все клетки и живые организмы — это открытые системы, т. е. они пребывают в состоянии постоянного обмена энергий и веществ с окружающей средой. Имеются открытые системы и в неживой природе, но их существование качественно отличается от живых организмов. Рассмотрим такой пример: горящий кусок самородной серы находится в состоянии обмена с окружающей средой. При его горении поглощается O_2 , а выделяются SO_2 и энергия (в виде тепла). Однако при этом кусок серы как физическое тело разрушается, утрачивает свою первичную структуру.

Для живых же организмов обмен с окружающей средой оказывается условием сохранения, поддержания их структурной организации путем самообновления всех веществ и компонентов, из которых они состоят.

- ♦ Обмен веществ (метаболизм) — совокупность протекающих в живых организмах процессов (потребления, превращения, накопления и выделения веществ и энергии), обеспечивающих их жизнедеятельность, развитие, рост, воспроизведение. В процессе обмена веществ происходит расщепление и синтез молекул, входящих в состав клеток; обновление клеточных структур и межклеточного вещества.

В основе метаболизма лежат взаимосвязанные процессы *ассимиляции* (анаболизм) и *диссимиляции* (катаболизм). При ассимиляции (пластический обмен) происходит синтез сложных веществ из простых. Именно благодаря этому создаются все органические вещества в клетке, необходимые для построения ее структурных компонентов, ферментных систем и т. д. Ассимиляция всегда осуществляется с затратой энергии.

В ходе диссимиляции (энергетический обмен) сложные органические вещества расщепляются до более простых или до неорганических. При этом выделяется энергия, которая расходуется клеткой на выполнение различных процессов,

обеспечивающих ее жизнедеятельность (синтез и транспорт веществ, механическую работу и т. д.).

Все живые организмы могут быть разделены на две группы: *автотрофы* и *гетеротрофы*, которые отличаются источниками энергии и необходимых веществ для обеспечения своей жизнедеятельности.

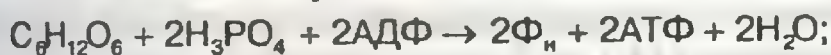
Автотрофы — организмы, синтезирующие из неорганических веществ органические соединения с использованием энергии солнечного света (как *фототрофы* — растения, цианобактерии) или энергии, получаемой при окислении минеральных (неорганических) веществ (таких, как *хемотрофы* — серобактерии, железобактерии и др.). Следовательно, они способны самостоятельно создавать требуемые для своей жизнедеятельности вещества.

Гетеротрофы (все животные, грибы, многие бактерии, растения-паразиты) — организмы, нуждающиеся для поддержания своего существования в готовых органических веществах, которые (поступая в виде пищи) служат источником энергии и необходимым «строительным материалом». Характерная черта гетеротрофов — их способность использовать мелкие органические молекулы (мономеры), образующиеся при переваривании пищи, для синтеза собственных сложных органических соединений. Например, при расщеплении белков пищи на аминокислоты последние поступают затем в клетки тела, и там из них «собираются» (синтезируются) белки, специфичные для данного организма.

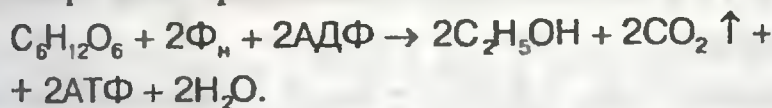
§ 2. Диссимиляция у анаэробных и аэробных организмов

Организмы могут быть разделены на две группы и по характеру диссимиляции — *аэробы* и *анаэробы*. Аэробы (от греч. *αερ* — воздух) нуждаются в свободном кислороде для жизнедеятельности. У анаэробов (греч. *αη* — отрицательная частица) в нем нет необходимости. У них диссимиляция осуществляется путем брожения — бескислородного, ферментативного расщепления органического вещества с образованием более простых органических же веществ и выделением энергии. Например:

➤ молочнокислое брожение:



➤ спиртовое брожение:



Образующиеся при брожении вещества являются органическими и, следовательно, содержат еще много энергии.

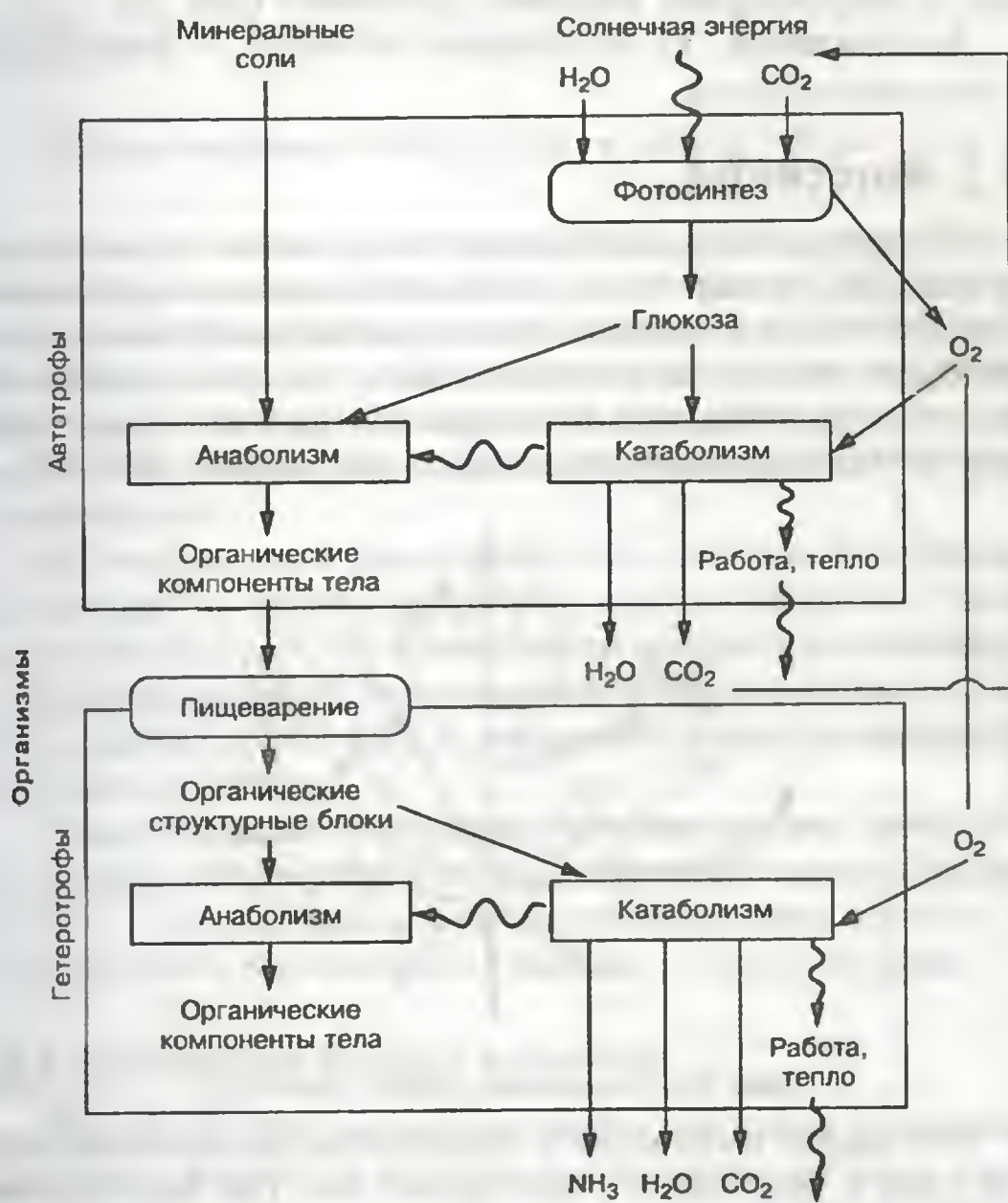


Рис. 22. Взаимоотношения ассимиляции и диссимиляции у автотрофных и гетеротрофных организмов [6]

У аэробных организмов в процессе дыхания в митохондриях происходит полное расщепление органических веществ (при использовании O_2) до бедных энергией конечных продуктов CO_2 и H_2O и высвобождается значительно большее количество энергии:

$C_6H_{12}O_6$ (глюкоза) + $O_2 > 6CO_2\uparrow + 6H_2O + \text{энергия}$ (за счет которой синтезируются 38 молекул АТФ).

Рассмотрим в виде обобщенных схем метаболизм у автотрофных и гетеротрофных аэробных организмов (рис. 22).

Ассимиляция. Ее важнейшие процессы — фотосинтез и биосинтез белков.

§ 3. Фотосинтез

Он присущ всем зеленым растениям, циано- и некоторым другим бактериям. Роль фотосинтезирующих организмов в природе определяющая: будучи «производителями» органических веществ из неорганических, они обеспечивают все другие организмы «строительным материалом» и энергией, а также необходимым для дыхания кислородом (рис. 23).

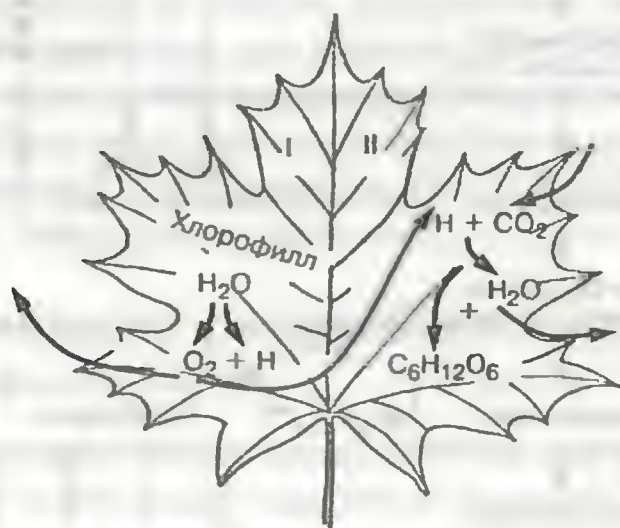


Рис. 23. Фотосинтез: общая схема [2]

Фотосинтез происходит в хлоропластах растительных клеток (или в тилакоидах у прокариот). Как уже было сказано выше, в хлоропластах находится пигмент зеленого цвета — хлорофилл. Он имеет главное значение в процессах преобразования световой энергии в энергию химических связей.

Процесс фотосинтеза складывается из двух последовательных этапов, фаз — световой и темновой:

Свет



I этап: $12\text{H}_2\text{O} \rightarrow 12[\text{H}_2] + 6\text{O}_2 + \text{энергия АТФ}$ (световая фаза);

II этап: $6\text{CO}_2 + 12[\text{H}_2] + \text{энергия АТФ} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{H}_2\text{O}$ (темновая фаза)

Глюкоза

Свет



Суммарная реакция: $6\text{CO}_2 + 12\text{H}_2\text{O} \rightarrow \text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 6\text{H}_2\text{O} + 6\text{O}_2 \uparrow$

Глюкоза

На первом этапе (*световая фаза*) за счет хлорофилла энергия солнечного света обеспечивает расщепление молекулы воды (фотолиз воды) с образованием водорода $[\text{H}_2]$ и свободного кислорода O_2 , который выделяется в атмосферу, а также запасается энергия (в процессе синтеза молекул АТФ), которая используется клеткой в темновой фазе фотосинтеза.

На втором этапе (*темновая фаза*, поскольку в данном случае свет не нужен) при использовании продуктов световой фазы $[\text{H}_2]$ и АТФ, а также поглощаемого из атмосферы углекислого газа CO_2 синтезируется углевод (глюкоза). Синтез глюкозы происходит в результате сложного, многоступенчатого процесса.

Таким образом, фотосинтез включает процесс преобразования световой энергии в энергию химических связей (синтез АТФ) — световая фаза — и процесс превращения веществ, завершающийся образованием глюкозы, — темновая фаза.

§ 4. Биосинтез белков в клетке

Мы уже обсуждали значение белков для живых организмов. Также мы отмечали, что белки различаются по тому, какие аминокислоты, в каком количестве и порядке входят в состав полипептидной цепи (например, один белок может отличаться от другого лишь последовательностью аминокислот).

Что же определяет структуру синтезированных в клетке белков? Ответ на этот вопрос был сформулирован в 1950–1960 гг.: *генетическая информация*, содержащаяся в молекулах ДНК (в ядре клетки). Ее единицей служит *ген*.

♦ **Ген** — это участок молекулы ДНК, несущий информацию о структуре синтезируемого белка (или рРНК, или тРНК).

Другими словами, строение каждого белка, синтезируемого в клетке, определяется *конкретным геном*. Сколько видов белков синтезируется, столько генов и содержится в ДНК. Каким же образом структура белков кодируется («записана») в ее молекуле? В ДНК входят четыре различных нуклеотида (А, Г, Ц и Т), а в составе полипептидных цепей насчитывается 20 аминокислот. Чтобы их закодировать, нужно 20 различных знаков (*кодовых единиц*).

При четырех различных нуклеотидах это возможно в случае, если кодовая единица состоит не менее чем из трех последовательно расположенных нуклеотидов. Таких комбинаций может быть $4^3 = 64$. Этого более чем достаточно для кодирования 20 аминокислот. К 1964 г. был полностью расшифрован *генетический код*. Три нуклеотида, образующих кодовый знак, получили название *триплет*, и для всех аминокислот были установлены кодирующие их триплеты. Было также определено, что генетический код *универсален*, т. е. один для всех известных организмов.

Процесс синтеза белковой молекулы в клетке складывается из двух этапов — *транскрипции* и *трансляции* (рис. 24 и 25).

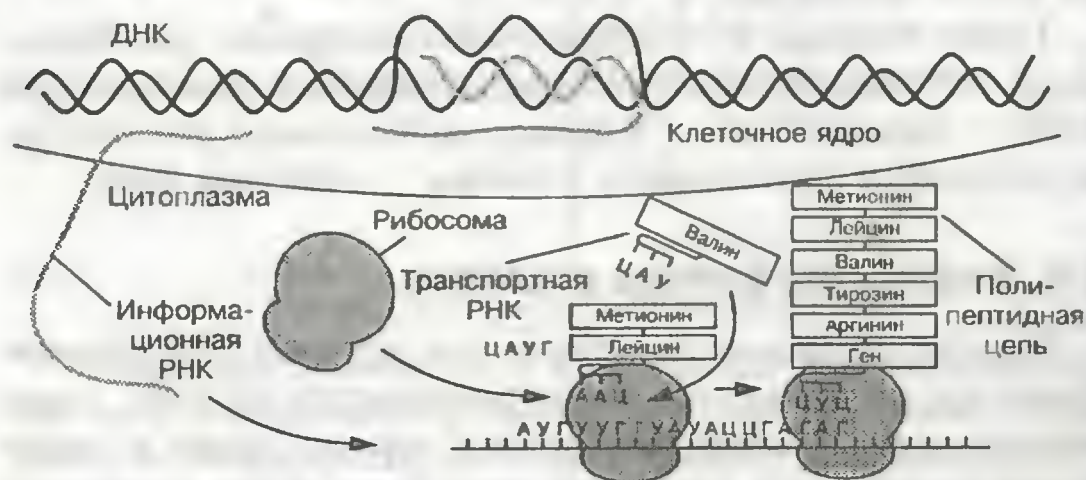


Рис. 24. Биосинтез белков (общая схема)

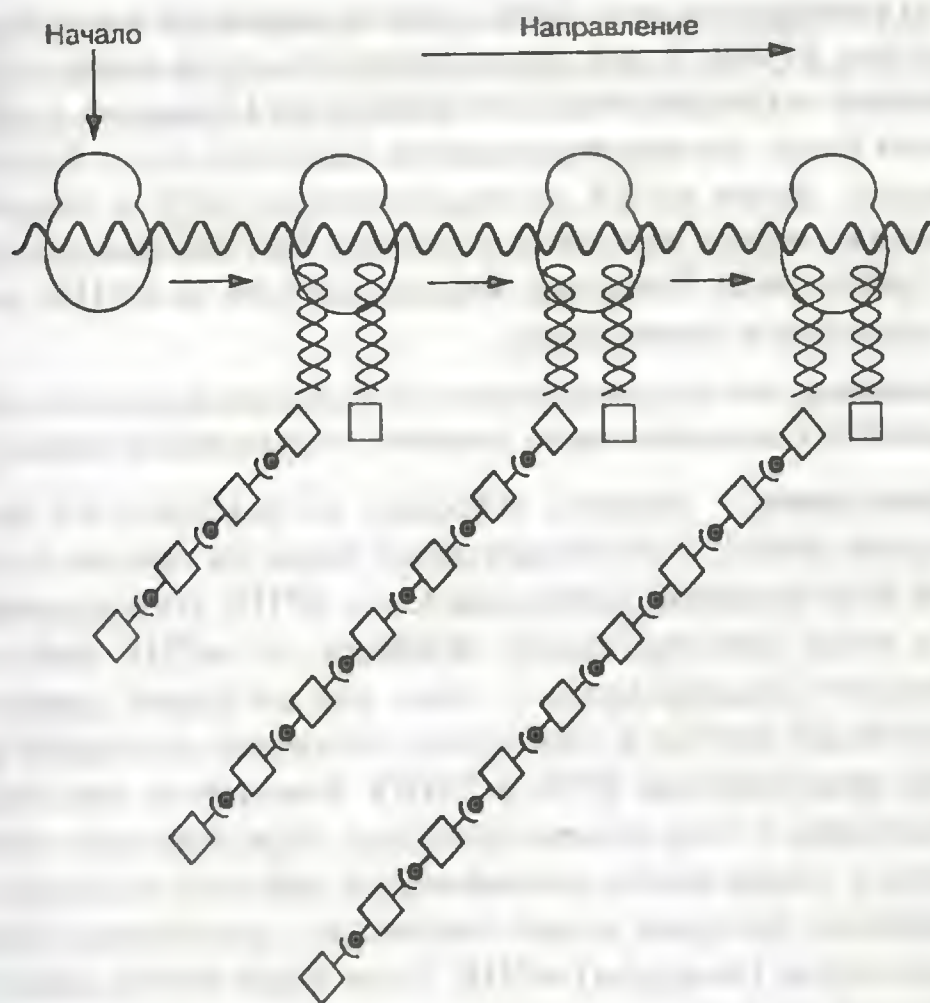


Рис. 25. Биосинтез белков (трансляция [5])

Транскрипция. Информация о структуре синтезируемого белка хранится в ядре, в молекулах ДНК, а сам белок синтезируется в цитоплазме, на рибосомах. Следовательно, генетическая информация и должна быть туда доставлена (перенесена). Этот перенос осуществляет информационная РНК (иРНК). Но прежде информацию нужно «переписать» с ДНК на иРНК, что и происходит в ходе *транскрипции* — процесса синтеза иРНК на одной из полинуклеотидных цепей ДНК. Начинается все с того, что в пределах гена молекула ДНК с помощью специальных ферментов расщепляется вдоль. Затем к одной из полинуклеотидных цепей присоединяются свободные нуклеотиды РНК, в больших количествах присутствующие в ядре. Причем данный процесс осуществляется по принципу комплементарности (см. главу 3): к А-нуклеотидам присоединяются У-нуклеотиды и т. д. Таким образом,

полинуклеотидная цепь ДНК служит матрицей для синтезирующейся иРНК, а последовательность триплетов в ДНК определяет последовательность триплетов (кодонов) в иРНК (и стало быть, последовательность аминокислот в белковой молекуле). Затем иРНК отсоединяется от ДНК и транспортируется из ядра в цитоплазму клетки. Там она взаимодействует с рибосомой. Рибосома «напизывается» на иРНК, после чего начинается *трансляция*.

Напомним, что последовательность триплетов (кодонов) в иРНК определяет последовательность аминокислот в белковой молекуле.

Трансляция — процесс «сборки» из аминокислот полипептидной цепочки синтезируемого белка на основе генетической информации, содержащейся в иРНК (синтезированной на этапе транскрипции). «Севшая» на иРНК рибосома охватывает (одновременно) лишь два соседних триплета. В цитоплазме клетки в свободном состоянии находятся различные транспортные РНК (тРНК). Каждый их вид может присоединять к себе молекулу только определенной аминокислоты, а также имеет специфичный триплет нуклеотидов (антикодон), которым может связаться с комплементарным ему триплетом (кодоном) иРНК. Если такая тРНК окажется поблизости от рибосомы, она вступает своим антикодоном во взаимодействие с кодоном иРНК и отделяет от себя транспортируемую аминокислоту. Последняя прикрепляется к рибосоме. После этого рибосома сдвигается на один триплет (кодон) по иРНК. Другая тРНК вступает в связь со следующим кодоном иРНК и «отдаст» свою аминокислоту, которая образует пептидную связь с ранее присоединившейся к рибосоме аминокислотой. Так, шаг за шагом, рибосома проходит вдоль молекулы иРНК, и на ней растет полипептидная цепочка (в этом процессе принимает участие рРНК) — будущая белковая молекула.

Когда рибосома дойдет до конца иРНК, на ней висит уже полностью собранная полипептидная цепочка, последовательность аминокислот в которой определена последовательностью кодонов в иРНК (а значит, последовательностью триплетов в ДНК, на которой иРНК была синтезирована).

Все этапы биосинтеза белка в клетке регулируются специфическими ферментами и происходят с затратой клеткой энергии, запасенной в АТФ.

Глава 6. Деление клеток

§ 1. Жизненный цикл клетки. Деление прокариотных клеток

Важнейшее положение клеточной теории гласит, что новые клетки образуются путем *размножения (самовоспроизведения)* предшествующих, осуществляемого благодаря *делению* исходной клетки. Так, огромное число клеток, из которых состоит многоклеточный организм, возникает в результате последовательных делений начиная от единственной зиготы (оплодотворенной яйцеклетки, см. главу 8). Если изолировать одну особь одноклеточного организма (например, амебы), то можно наблюдать процесс размножения: материнская клетка-особь, делясь, порождает две дочерние, а те, в свою очередь, делясь, — четыре внучатые и т. д. (см. главу 7).

При размножении клеток сохраняется наследственная информация в ряду их поколений (и организмов при бесполом размножении). Это обеспечивается прежде всего удвоением генетического материала, поскольку удваиваются *молекулы ДНК* — происходит ее *репликация* (см. главу 3). Затем удвоенная ДНК распределяется поровну (в ходе клеточного деления) между двумя дочерними клетками.

Деление прокариотной клетки. Самовоспроизведение прокариотной клетки осуществляется путем *простого деления* (см. рис. 7). Начинается этот процесс с репликации ДНК. Две дочерние молекулы последней прикрепляются к плазмалемме, и мембрана начинает интенсивно расти между точками их прикрепления. В результате происходит механическое «растаскивание» двух дочерних молекул ДНК к противоположным полюсам клетки. После этого материнская клетка разделяется на две дочерние с одинаковыми молекулами ДНК.

Деление эукариотных клеток. У них генетическая информация содержится в хромосомах ядра (см. главу 4), число которых может достигать значительного количества, а поэтому равномерное и точное распределение хромосом, удвоившихся до этого, между дочерними клетками обеспечивается специ-

альным аппаратом — *веретеном деления*. Оно состоит из нитей, образованных микротрубочками. В формировании веретена деления участвует особый органоид — *клеточный центр*.

Основной способ деления эукариотических клеток — *митоз*. Половые же клетки образуются в результате *мейоза*.

В жизни клетки можно выделить два периода: ее делению предшествует *интерфаза*, а затем происходит собственно *митоз*. В период интерфазы клетка растет, в ней увеличивается количество органоидов, она достигает зрелости и подготавливается к делению — осуществляется репликация ДНК.

Совокупность этапов, через которые проходит клетка с момента ее возникновения (в процессе деления исходной, материнской) до собственного деления с образованием двух новых клеток, называется *жизненным циклом*.

§ 2. Митоз, его фазы, биологическое значение

Стадии митоза. Процесс митоза принято подразделять на четыре основные фазы: *профазу*, *метафазу*, *анафазу* и *телофазу* (рис. 26–28). Так как он непрерывен, смена фаз осуществляется плавно — одна незаметно переходит в другую.



Рис. 26. Схема митоза в клетках корешка лука [4]

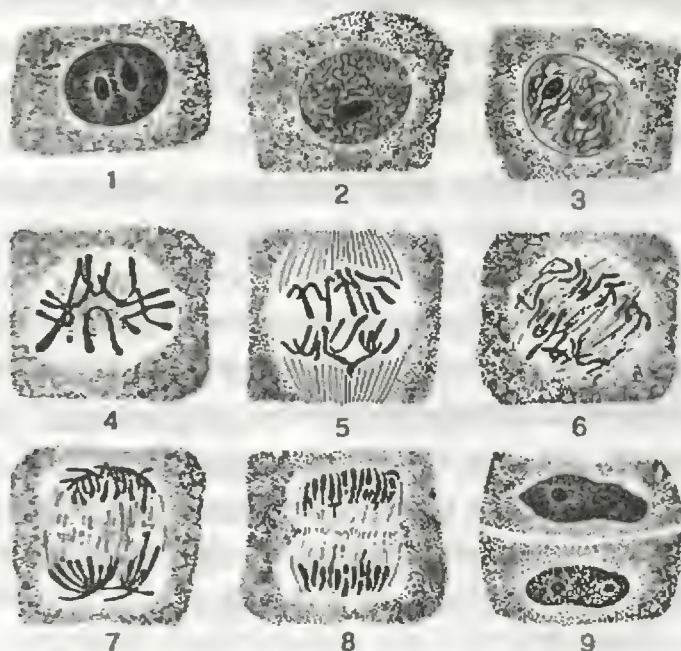


Рис. 27. Схема митоза в клетках корешка лука: 1 — интерфаза; 2, 3 — профаза; 4 — метафаза; 5, 6 — анафаза; 7, 8 — телофаза; 9 — образование двух клеток [8]

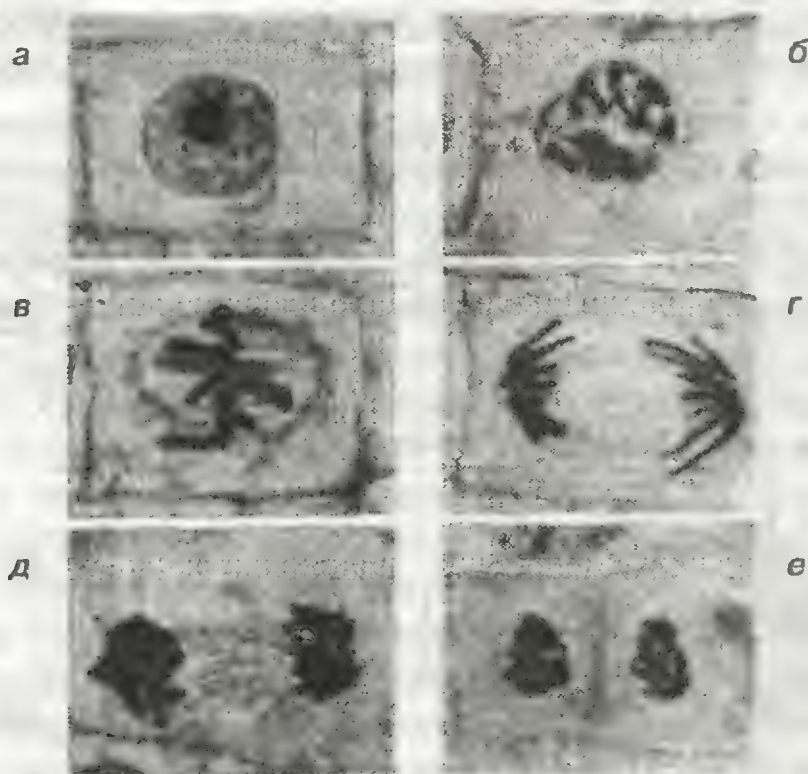


Рис. 28. Митоз в клетках кончика корешка лука: а — интерфаза; б — профаза; в — метафаза; г — анафаза; д, е — ранняя и поздняя телофаза [9]

Профаза. На этом этапе отмечается следующее:

- ядерная оболочка разрушается;
- начинает формироваться веретено деления, состоящее из многочисленных микротрубочек;
- хромосомы, спирализуясь, укорачиваются и увеличиваются в диаметре, становятся видимыми в световом микроскопе в виде толстых нитей.

Метафаза:

- максимально спирализованные хромосомы располагаются в экваториальной плоскости веретена деления;
- хромосомы *поодиночке*(!) прикрепляются с помощью центромер к нитям веретена деления;
- каждая хромосома (имеющая по две идентичные молекулы ДНК в результате репликации в интерфазе клетки) расщепляется вдоль на две дочерние хромосомы (хроматиды), соединенные лишь в области центромеры (см. главу 4).

Анафаза:

- происходит полное расщепление каждой хромосомы на две дочерние;
- дочерние хромосомы каждой пары «растаскиваются» к полюсам веретена деления; на этой фазе в клетке оказывается удвоенное количество хромосом ($2n \times 2$).

Телофаза:

- две группы дочерних хромосом (в каждой группе *полный* диплоидный набор) располагаются на противоположных полюсах деления;
- вокруг каждой группы дочерних хромосом начинает формироваться ядерная оболочка;
- происходит разделение материнской клетки на две дочерние, имеющие хромосомные наборы, идентичные по числу хромосом материнской клетке.

Таким образом, *митоз* — тип деления клеток, при котором обеспечивается сохранение числа хромосом в ряду поколений клеток (материнская клетка → дочерние клетки → внучатые клетки и т. д.).

Биологическое значение митоза. Оно состоит в том, что митоз обеспечивает наследственную передачу признаков и свойств в ряду поколений клеток при развитии многоклеточного организма. Благодаря точному и равномерному распределению хромосом при митозе все клетки единого организма генетически одинаковы.

Митотическое деление клеток лежит в основе всех форм бесполого размножения как у одноклеточных, так и у многоклеточных организмов (см. главу 7).

§ 3. Мейоз, стадии мейоза и его биологическое значение

При половом размножении дочерний организм возникает в результате слияния двух половых клеток (*гамет*) и последующего развития из оплодотворенной яйцеклетки — *зиготы* (см. главы 7 и 8).

Половые клетки родителей обладают гаплоидным набором (n) хромосом, а в зиготе при объединении двух таких наборов число хромосом становится диплоидным ($2n$): *каждая пара гомологичных хромосом содержит одну отцовскую и одну материнскую хромосому*.

Гаплоидные клетки образуются из диплоидных в результате особого клеточного деления — мейоза (рис. 29).



Рис. 29. Схема мейоза [4]

Мейоз состоит из двух последовательных делений, и лишь перед первым из них происходит репликация (удвоение) ДНК. Подобно митозу, мейотические деления подразделяются на ряд последовательных фаз.

I мейотическое деление (редукционное).

Профаза I: гомологичные хромосомы (содержащие удвоенную ДНК) попарно объединяются друг с другом, тесно располагаясь одна возле другой и образуя *биваленты*. При этом они могут обмениваться своими участками, в результате чего происходит *перекombинация генов* (этот процесс называется *кроссинговером*). В результате осуществляется комбинативная изменчивость (см. главу 10).

Метафаза I:

- объединенные попарно гомологичные хромосомы (биваленты) располагаются в экваториальной плоскости веретена деления;
- биваленты прикрепляются к нитям веретена деления (каждый бивалент, т. е. две гомологичные хромосомы вместе, на одну нить).

Анафаза I: каждый бивалент разделяется на две хромосомы — *материнские, гомологичные(!)*, и к противоположным полюсам клетки расходятся гомологичные хромосомы.

На этой фазе общее число хромосом остается диплоидным ($2n$), но они распределяются на две группы ($n + n$), лежащие на разных полюсах клетки.

Телофаза I: материнская клетка разделяется на две дочерние, в каждой из которых содержится *гаплоидный набор хромосом*.

Таким образом, в ходе I мейотического деления происходит уменьшение числа хромосом (в материнской клетке было $2n$ хромосом, в дочерних — n).

Сразу же после телофазы I начинается второе деление мейоза.

II мейотическое деление (митотическое).

Дочерние клетки после телофазы I тотчас переходят в *профазу II*. Второе деление мейоза протекает так же, как и митоз (профаза II, метафаза II, анафаза II, телофаза II).

В результате мейоза из одной исходной диплоидной клетки образуется четыре клетки с гаплоидным набором хромосом. Следовательно, мейоз — особый тип деления клеток, в ходе которого осуществляется редукция (уменьшение) числа хромосом вдвое.

Биологическое значение мейоза заключается в том, что уменьшение числа хромосом необходимо при образовании половых клеток, поскольку при оплодотворении ядра гамет сливаются. Если бы указанной редукции не происходило, то в зиготе (следовательно, и во всех клетках дочернего организма) хромосом становилось бы вдвое больше. Однако это противоречит правилу постоянства числа хромосом (см. главу 4).

Благодаря мейозу половые клетки гаплоидны, а при оплодотворении в зиготе восстанавливается диплоидный набор хромосом (рис. 30 и 31).

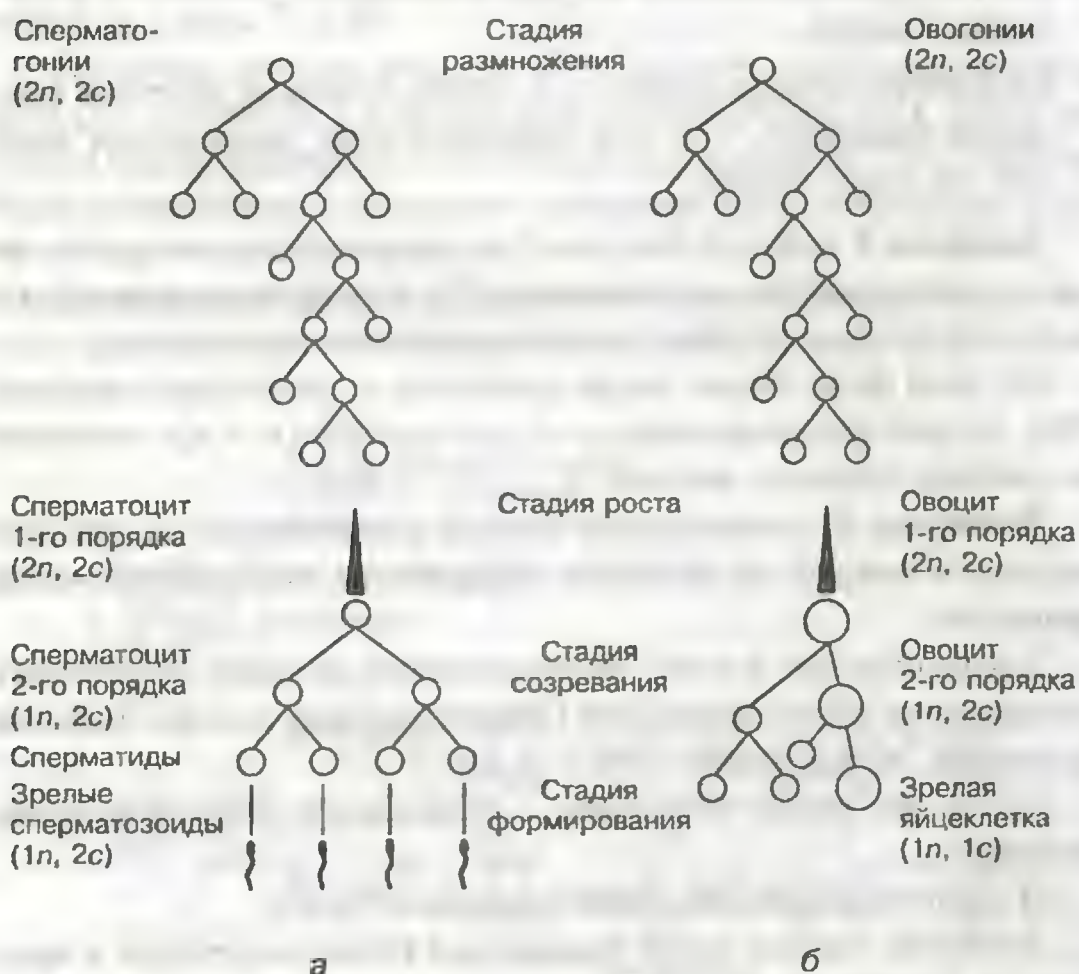


Рис. 30. Схема гаметогенеза: а — сперматогенез; б — овогенез [10]

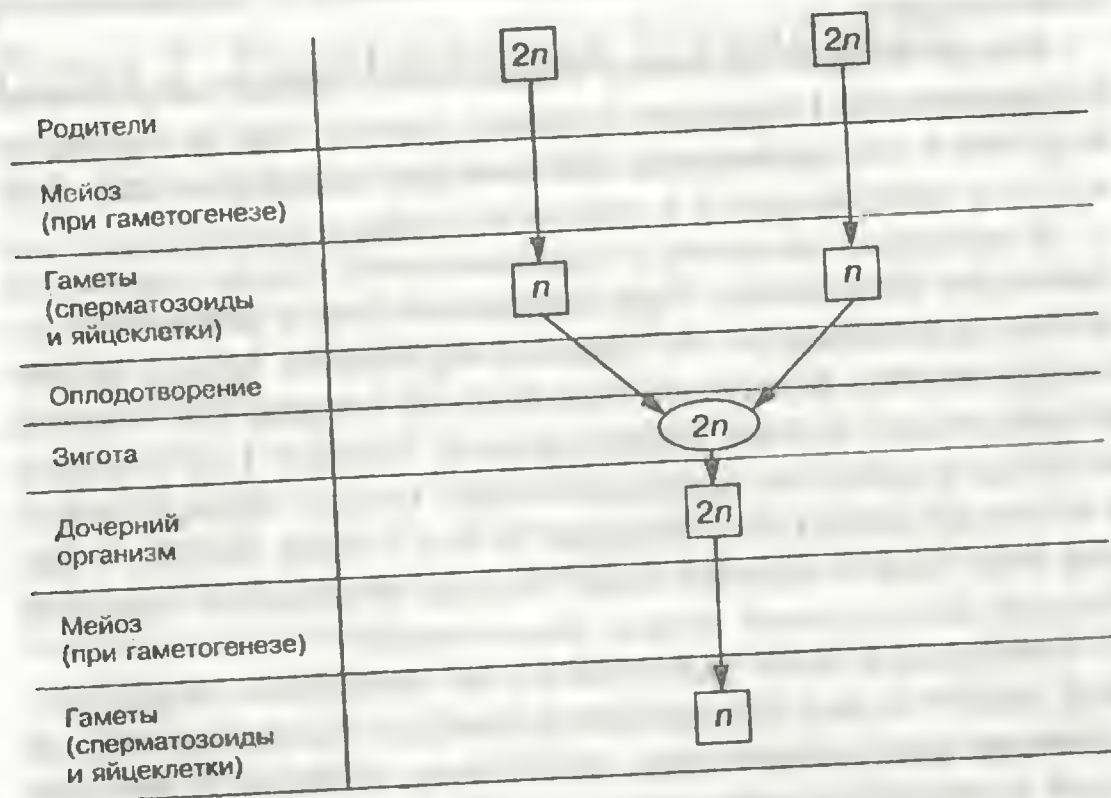


Рис. 31. Схема, иллюстрирующая механизм сохранения диплоидного набора хромосом при половом размножении

§ 4. Образование половых клеток у животных и человека

Общее название процесса образования половых клеток — **гаметогенез**; женских гамет — **овогенез** (образование яйцеклеток), мужских — **сперматогенез** (образование сперматозоидов).

Гаметогенез (см. рис. 30) подразделяется на несколько стадий. На **стадии размножения** отмечаются множественные деления диплоидных клеток, предшественников гамет — **овогониев** и **сперматогониев** (женских и мужских соответственно). Затем наступает **стадия роста**, характеризующаяся увеличением размеров и объема формирующихся **овоцитов** и **сперматоцитов** 1-го порядка. Овоциты существенно превосходят в этом отношении сперматоциты.

Третья стадия (**созревания**) включает два последовательных деления (**мейоз**). В результате первого (редукционного)

деления образуются гаплоидные овоциты и сперматоциты 2-го порядка.

После второго деления появляются *зрелая яйцеклетка* и *сперматиды* (незрелые мужские гаметы, еще не имеющие жгутика и неподвижные). Сперматиды завершают свое развитие и превращаются в *сперматозоиды*.

В процессах овогенеза и сперматогенеза стадия созревания протекает по-разному. При сперматогенезе в результате деления сперматоцита 1-го порядка образуются четыре равноценные клетки. В результате же делений овоцита 1-го порядка возникающие клетки неравноценны. Овоцит 1-го порядка, отделяя маленькое направительное тельце, превращается в крупный овоцит 2-го порядка. А тот, в свою очередь, отделяя еще одно направительное тельце, становится крупной, богатой цитоплазмой *зрелой яйцеклеткой*.

Отмеченные выше различия в ходе овогенеза и сперматогенеза имеют определенный биологический смысл, связанный с разным функциональным назначением мужских и женских гамет (помимо переноса генетической информации). Накопление в цитоплазме яйцеклетки большого количества запасных питательных веществ необходимо, так как на этой «базе» осуществляется развитие дочернего организма из оплодотворенного яйца. Неравномерное клеточное деление при овогенезе и обеспечивает формирование крупной яйцеклетки. Функция же сперматозоидов заключается в отыскании яйцеклетки, проникновении в нее и доставке своего хромосомного набора. Их существование кратковременно, а поэтому нет необходимости в запасании большого количества веществ в цитоплазме. А поскольку сперматозоиды в массе гибнут в процессе поиска яйцеклетки, их образуется огромное количество.

Центральное событие в процессе гаметогенеза — редукция диплоидного набора хромосом (в ходе мейоза) и формирование гаплоидных гамет.

Глава 7. Размножение организмов

§ 1. Типы размножения организмов, их классификация

Размножение, или воспроизведение себе подобных, — специфическое и обязательное свойство всех живых существ. Время индивидуальной жизни отдельных организмов весьма ограничено. Но благодаря их самовоспроизведению обеспечивается длительное существование как конкретных видов, так и живого в целом. Размножение, компенсируя процесс естественного отмирания особей, сохраняет вид в бесчисленном ряду поколений.

Самовоспроизведение основано на передаче от родителей к потомкам наследственной информации о совокупности признаков, свойств и качеств, присущих представителям данного вида. В ходе развития происходила эволюция и форм размножения, разнообразием которых отличаются современные живые организмы.

Классификация способов размножения. Прежде всего необходимо выделить два принципиально отличающихся типа размножения организмов — *бесполое* и *половое* (рис. 32).

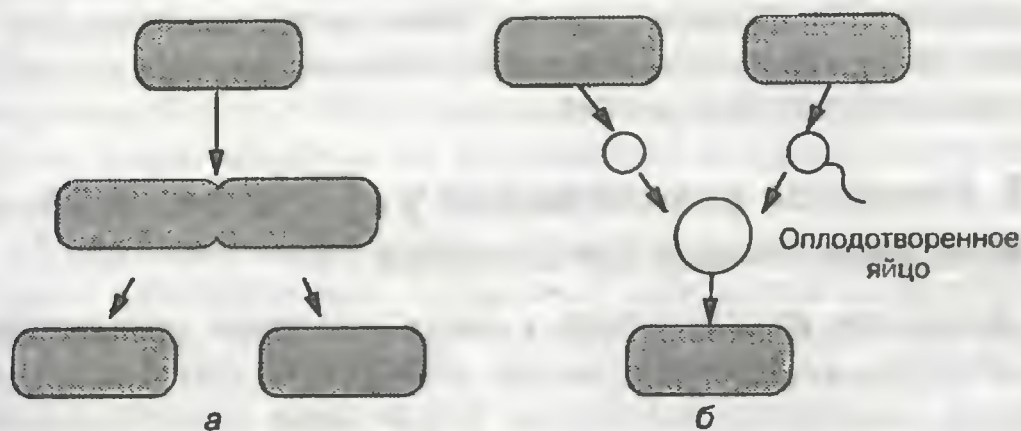


Рис. 32. Сравнительные схемы двух основных типов размножения:
а — бесполое размножение (одна особь производит двух или большее число потомков); б — половое размножение (две гаметы от двух родительских особей, соединяясь, дают начало новому организму) [9]

При бесполом размножении из одной клетки (или группы клеток у многоклеточных) родительского организма при ее митотическом делении образуется новая особь. Поэтому образующиеся дочерние организмы сходны друг с другом и со своим родителем по всем признакам. Образно говоря, в процессе бесполого размножения осуществляется «тиражирование» множества генетических копий родительского организма.

В половом размножении участвуют две родительские особи. Они образуют специализированные половые клетки — *гаметы*, в результате слияния которых (оплодотворения) возникает *зигота* (Z), дающая начало дочернему организму.

При образовании зиготы происходит комбинирование наследственной информации (объединение хромосомных наборов родителей). Следовательно, развивающийся из зиготы дочерний организм обладает новым сочетанием признаков. Таким образом, половое размножение обеспечивает разнообразие особей данного вида, что способствует освоению ими различных условий обитания, определяет *комбинативную изменчивость* (см. главу 10). Именно этим объясняется преимущественное распространение полового процесса в разных царствах живых существ. Тем не менее у многих видов организмов при наличии полового процесса в ходе их жизненного цикла сохраняются и разные формы бесполого размножения. Это объясняется тем, что последнее может обеспечить быстрое и существенное увеличение численности особей при благоприятных условиях среды. Успех существования многих видов организмов обусловлен сочетанием разных способов их размножения (см. ниже).

§ 2. Бесполое размножение у одноклеточных и многоклеточных организмов

Бесполое размножение у одноклеточных организмов. Безусловно, в данном случае оно представляет собой основную форму самовоспроизведения. Косвенным свидетельством этому служит тот факт, что современные прокариотные организмы (бактерии) размножаются исключительно бесполом путем — *делением* материнской клетки-организма *надвое*. Такой способ свойствен и многим одноклеточным эукариотным организмам — водорослям, грибам, простейшим. Причем

для некоторых из них (например, у амёб) он единственный. Разделению тела материнской клетки предшествует митотическое деление ядра — образуются два дочерних ядра, идентичные как друг другу, так и материнскому. Вслед за этим происходит разделение цитоплазмы и образование двух дочерних клеток.

У некоторых одноклеточных (например, у жгутиконосцев) встречается размножение путем *почкования*. В этом случае параллельно с митотическим делением ядра в материнской клетке формируется небольшое выпячивание цитоплазмы, куда перемещается одно из дочерних ядер. Затем этот фрагмент отпочковывается и образуется мелкая дочерняя особь. Некоторое время она растет и развивается, достигая затем размеров материнского организма.

Особую форму бесполого размножения одноклеточных организмов представляет *множественное деление* (например, у грибов, простейших): в клетке материнского организма увеличивается объем цитоплазмы, а ядро многократно митотически делится. В определенный момент материнская клетка разделяется, одновременно порождая множество дочерних особей, число которых соответствует числу образовавшихся ядер.

Еще одним способом бесполого размножения у ряда одноклеточных (бактерии, грибы, паразитические простейшие) является *спорообразование*. В результате формируются *споры* — особые клетки, окруженные плотной оболочкой и устойчивые к неблагоприятным внешним условиям. На стадии их появления одноклеточный организм неактивен — не питается, не движется и т. д. При попадании же споры в благоприятные условия оболочка ее разрушается и высвободившийся организм начинает вести себя активно.

Образование спор нередко сочетается с бесполом размножением одноклеточного организма либо путем множественного деления, либо надвое. Это особенно выгодно для паразитических одноклеточных, распространение которых, т. е. заражение новых хозяев, часто связано с выходом во внешнюю среду.

Бесполое размножение у многоклеточных организмов. Многим многоклеточным организмам свойственны такие формы бесполого размножения, как *вегетативное размножение* и *спорообразование*. При вегетативном размножении

дочерний организм формируется за счет части тела, вегетативного органа или группы соматических клеток материнского организма. Особенно широко такое размножение встречается у растений и грибов, а также у разных групп беспозвоночных животных. У высших растений вегетативное размножение осуществляется с помощью различных вегетативных органов: корневищ (ландыш, пырей, ирис), ползучих побегов (земляника, клюква), клубней (картофель), луковиц (лук, чеснок, тюльпан), корневых отпрысков (малина, осот, иван-чай), листьев (бегония, бриофиллум) (рис. 33). У низших растений, грибов и беспозвоночных животных вегетативное размножение происходит путем *деления* или *фрагментации* тела материнского организма (таллома у многоклеточных водорослей, тела губок, кишечнорастных, червей, иглокожих).

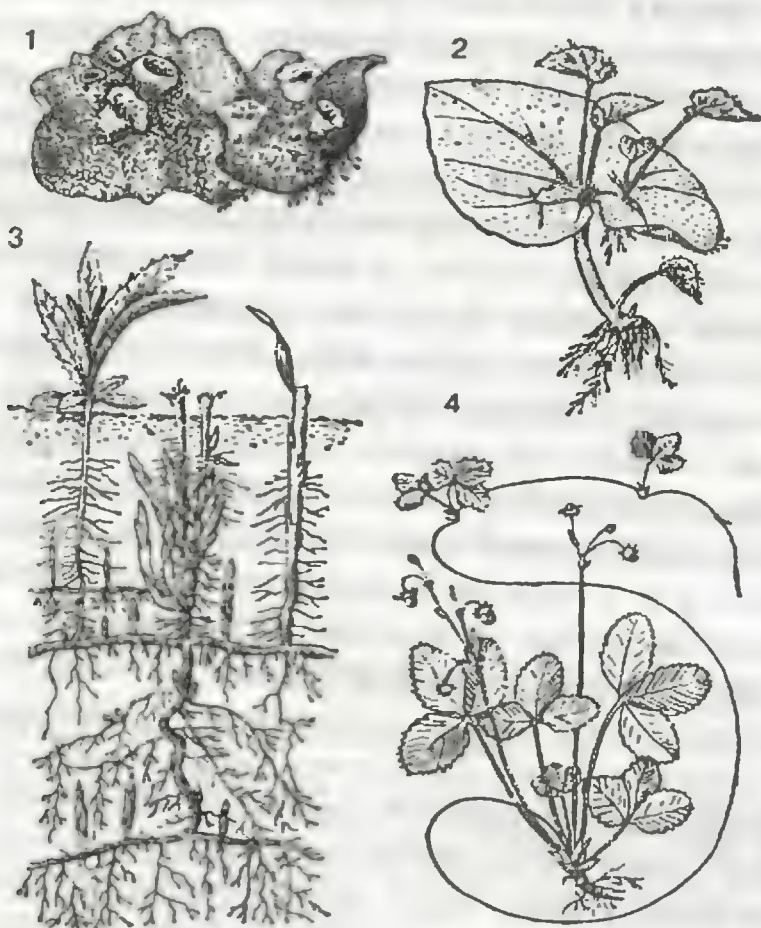


Рис. 33. Вегетативное размножение: 1 — выводковыми почками (на слоевище мха маршанции); 2 — придаточными почками (лист бегонии); 3 — придаточными почками (на корневой системе осота полевого); 4 — ползучими стеблями (земляника) [11]

Особая форма вегетативного размножения — *почкование*, встречающееся у некоторых беспозвоночных животных. Сформировавшаяся дочерняя особь отделяется от материнской и переходит к самостоятельному существованию (например, у гидры; рис. 34). Если же образующиеся почкованием особи не отделяются от материнской, сохраняя тесную связь в течение всей жизни, происходит формирование колонии организмов (как, например, у губок, кораллов, асцидий).

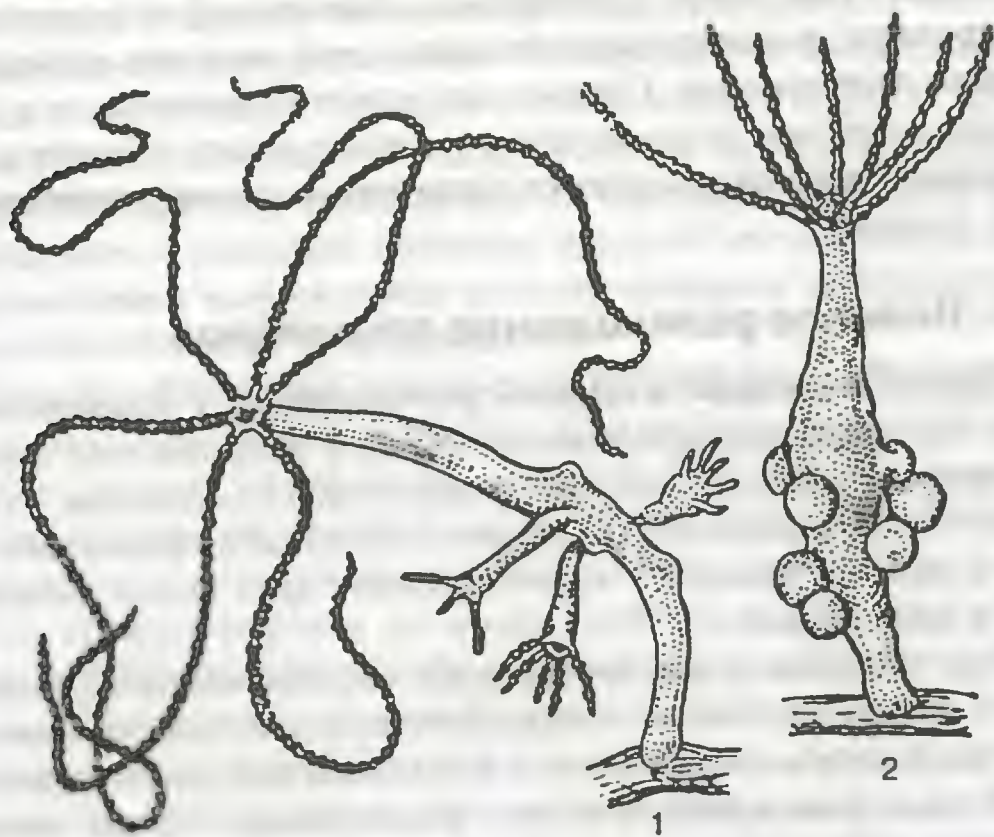


Рис. 34. Гидры: 1 — почкующаяся; 2 — с яйцами [11]

Кроме вегетативного размножения очень многим видам грибов и растений присуще *спорообразование*. Оно предполагает, что в специальных органах многоклеточного организма (*спорангиях*) образуются одноклеточные *споры*, при прорастании одной из которых развивается целый организм (например, дочерний мицелий у грибов). Споры многих грибов и растений покрыты плотной оболочкой, устойчивы к внешним воздействиям, неподвижны и рассеиваются пассивно. Снабженные жгутиками зооспоры водорослей активно плавают в водной среде.

Своеобразной формой бесполого размножения является *полиэмбриония* (развитие из зиготы нескольких зародышей), находящаяся в непосредственной связи с половым размножением. Несколько зародышей развиваются во время дробления зиготы за счет деления эмбрионального клеточного материала (массы бластомеров) на несколько частей. В результате развития этих зародышей у животных рождаются однояйцовые близнецы с одинаковыми генотипами. У многих растений (например, у кувшинок, тюльпанов) и животных (к примеру, у наездников, броненосцев) явление полиэмбрионии закономерно. Однако она может встречаться и у тех видов, которым в принципе не свойственна, например у человека (двойни рождаются один раз на тысячу одноплодных родов).

§ 3. Половое размножение организмов

Половой процесс и половое размножение у одноклеточных. Как уже отмечалось выше, половое размножение имеет значительное преимущество по сравнению с бесполым. Этим объясняется раннее его появление в эволюции организмов — уже у одноклеточных. У них оно бывает двух видов: *копуляция* и *конъюгация*.

При половом размножении особи вырабатывают в течение своей жизни множество гамет. Потенциально каждая гамета, вступая в копуляцию, участвует в создании дочернего организма. В этом и заключается *половое размножение*. Однако таким образом обеспечивается образование дочерних организмов с *разными признаками*, поскольку происходит комбинирование наследственной информации двух родителей.

При копуляции половой процесс осуществляется с помощью специализированных половых клеток, указанных выше, — гамет. У одноклеточных они возникают путем многократного деления клетки-организма.

Гаметы существенно отличаются от клетки-особи по размерам, форме, в них может не быть ряда органелл. Например, в гаметах зеленых жгутиконосцев отсутствуют хлоропласты, светочувствительный глазок и т. д. Кроме того, одни особи вида продуцируют мелкие «мужские» микрогаметы,

а другие — более крупные «женские» макрогаметы. При анизогамии и макро-, и микрогаметы снабжены жгутиками и подвижны. Копуляция происходит только между микро- и макрогаметами.

В колониях жгутиконосцев образуются крупные и неподвижные макрогаметы («яйцеклетки») и мелкие, веретеновидные, имеющие жгутик и подвижные микрогаметы («сперматозонды»). Зрелые макрогаметы обладают большим объемом цитоплазмы с запасом питательных веществ и всегда остаются в пределах материнской колонии. Образующиеся микрогаметы покидают ее, свободно плавают в толще воды и, встретив другую колонию, содержащую макрогаметы, копулируют с теми. Из образовавшихся зигот путем их многократного деления формируются дочерние колонии, которые после отмирания и разрушения материнской высвобождаются и переходят к самостоятельному существованию.

Процесс копуляции у колониальных жгутиконосцев уже в значительной мере сопоставим с половым размножением истинно многоклеточных организмов. У вольвокса микро- и макрогаметы образуются не из любых клеток колонии, а только из специализированных, которые не имеют жгутиков, хроматофоров и не выполняют таких функций, как движение, фотосинтез. Их предназначение — лишь образование половых клеток, обеспечивающих размножение.

Уникальная форма полового процесса — *конъюгация* — встречается у инфузорий. Но строго говоря, здесь не происходит *процесса размножения*. Две конъюгирующие особи, временно соединяясь, лишь частично обмениваются наследственным материалом. Однако поэтому мы все-таки рассматриваем конъюгацию как половой процесс. После его завершения инфузории, по существу, представляют собой новые особи, генетически отличные от исходных организмов, ибо у них в результате взаимного обмена гаплоидными ядрами на 50 % обновляются хромосомные наборы. В дальнейшем они размножаются бесполым путем.

Половое размножение многоклеточных организмов. У животных чаще встречается *раздельнополость*, т. е. наличие мужских и женских особей (самцов) и (самок), которые

нередко различаются по размерам и внешнему виду (*половой диморфизм*).

Половые клетки образуются в специальных органах — *половых железах*. Мелкие, снабженные жгутиком, подвижные *сперматозоиды* формируются в *семенниках*, а крупные неподвижные *яйцеклетки (яйца)* — в *яичниках*.

Процесс оплодотворения у многоклеточных организмов, как и у одноклеточных, заключается в слиянии мужских и женских гамет. Как правило, затем сразу же происходит и слияние их ядер с образованием диплоидной зиготы (оплодотворенной яйцеклетки) (см. рис. 31).

Сформировавшаяся зигота объединяет в своем ядре гаплоидные наборы хромосом родительских организмов. У развивающегося из зиготы дочернего организма происходит комбинирование наследственных признаков обоих родителей.

У многоклеточных организмов различают *наружное оплодотворение* (при слиянии гамет вне организма) и *внутреннее оплодотворение*, происходящее внутри родительского организма. Наружное может осуществляться только в водной среде, поэтому оно наиболее широко встречается у водных организмов (водорослей, кишечнополостных, рыб). Наземным организмам чаще свойственно внутреннее оплодотворение (высшие семенные растения, насекомые, высшие позвоночные животные).

Различают также *перекрестное оплодотворение* (при слиянии гамет от разных особей) и *самооплодотворение* (при слиянии мужских и женских гамет, продуцируемых двуполом организмом — *гермафродитом*, например, у некоторых паразитических червей). Цветковым растениям присуще *двойное оплодотворение*, при котором один спермий сливается с яйцеклеткой, а второй — с диплоидной центральной клеткой зародышевого мешка. В результате образуются зигота и триплоидная клетка, дающая начало эндосперму — ткани, в клетках которой запасаются питательные вещества, необходимые для развития зародыша.

Особая форма полового размножения — *партеногенез* («девственное размножение»), встречающееся у растений и животных. При нем развитие дочернего организма осуществляется из неоплодотворенной яйцеклетки. Причем образующиеся дочерние особи, как правило, либо мужского пола

(трутни у пчел), либо женского (у кавказских скальных ящериц), кроме того, могут рождаться потомки обоих полов (тли, дафнии). Количество хромосом у партеногенетических организмов может быть гаплоидным (самцы пчел) или диплоидным (тли, дафнии).

Сочетание нескольких способов размножения и чередование поколений у разных видов организмов. Нередко разным видам организмов свойственно сочетание нескольких способов размножения.

У многих простейших (жгутиконосцев, инфузорий) при благоприятных условиях происходит интенсивное размножение путем деления — *быстрый рост численности*. Время от времени у них осуществляется половой процесс — *увеличение разнообразия особей*. Затем снова начинается бесполое размножение.

Подобное наблюдается и у многих многоклеточных организмов. Так, например, гидра размножается и бесполым (почкование), и половым способом (см. рис. 34). В течение летнего периода она отпочковывает множество дочерних особей, которые, в свою очередь, могут размножаться почкованием. С наступлением осени в теле гидры образуются половые клетки и происходит половое размножение. Из оплодотворенных яиц (на следующий год) развиваются новые особи.

Часто встречается и регулярное чередование поколений особей одного вида, которым присущ разный способ размножения. Нередко при этом они различаются по своему строению, местообитанию, образу жизни. Жизненный цикл таких видов, охватывающий ряд поколений, снова приводит к исходной стадии. Так, многим кишечнорастным животным свойствен *метагенез* (рис. 35). В их жизненном цикле закономерно чередуются поколения полипов и медуз. Полипы, ведущие прикрепленный образ жизни, размножаются исключительно путем почкования. Чаще всего формирующиеся дочерние особи не отделяются и образуются колонии. В определенный сезон полипы отпочковывают личинок медуз. Но они отделяются и развиваются в свободноплавающие организмы. Достигнув половой зрелости, медузы продуцируют половые клетки, и из оплодотворенных яйцеклеток развиваются ресничные личинки, которые, осев на дно, превращаются в полипов.

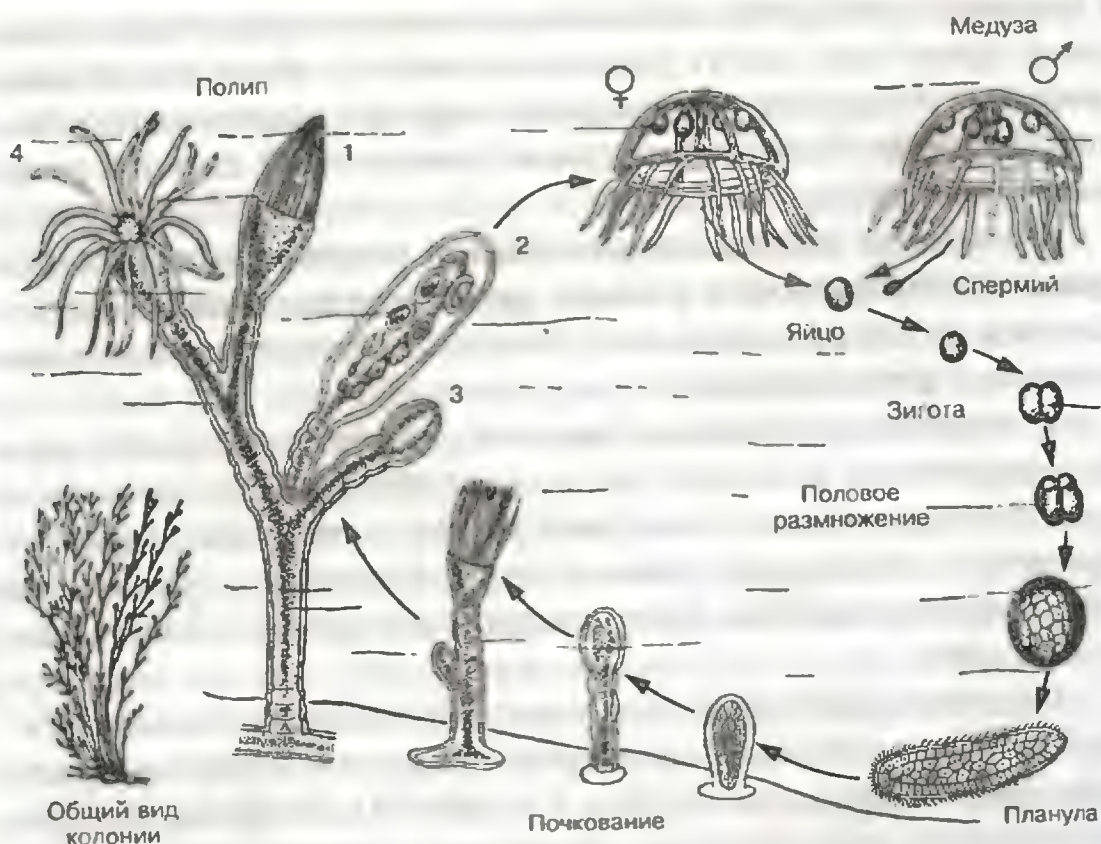


Рис. 35. Жизненный цикл *Obelia*: 1 и 4 — гидранты; 2 — гонангии с выплывающимися медузками; 3 — почка [9]

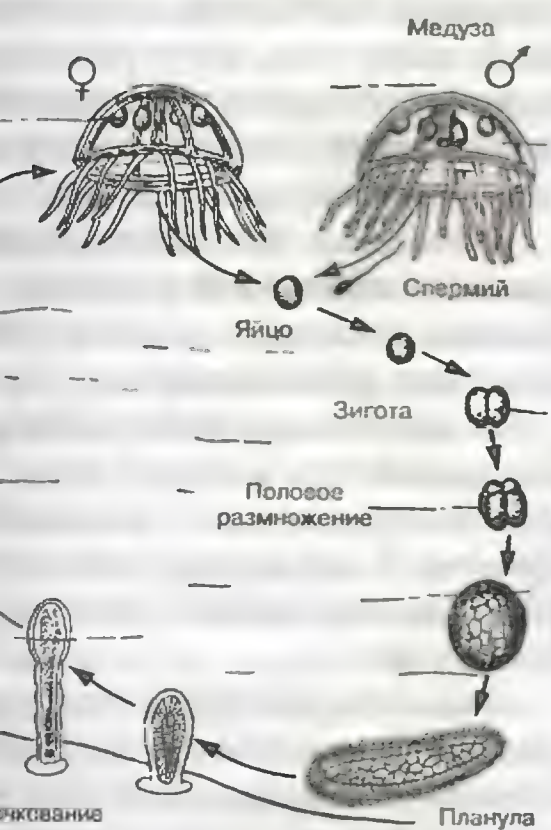
Многим водорослям, а также всем высшим растениям свойственно *гетерофазное чередование поколений*, при котором половое поколение гаплоидно (все клетки тела содержат гаплоидный набор хромосом), а бесполое — диплоидно. Диплоидное растение называется *спорофитом*, поскольку образует гаплоидные споры (их образование сопровождается мейозом). Вырастающее из споры гаплоидное растение — *гаметофит* — продуцирует гаметы и осуществляет половое размножение. Из зиготы вновь образуется спорофит. Таким образом, в жизненном цикле растений он закономерно сменяется гаметофитом, который затем вновь сменяется спорофитом (рис. 36).

У многих водорослей спорофит и гаметофит могут быть внешне одинаковыми. Высшим споровым растениям (хвощам, плаунам, папоротникам) присуще резкое различие между спорофитом и гаметофитом. Так, гаметофит папоротника (заросток) имеет вид небольшой (3–30 мм) зеленой пластинки, а спорофит представлен крупным (до 1,5 м) растением.



Рис. 36. Цикл развития папоротника. Происходит смена полового поколения; обычно довольно рано появляется гаметофит

В еще более значительной степени наблюдается у семенных растений. У них гаметофиты происходят от спор. Женский гаметофит развивается в завязи пестика цветка, а мужской — в пыльнике тычинки.



1 и 4 — гидранты; 2 — гонангии медузками; 3 — почка [9]

е всем высшим растениям свой-
вание поколений, при котором
о (все клетки тела содержат
а бесполое — диплоидно. Дип-
спорофитом, поскольку образует
иные сопровождается мейозом).
дное растение — *гаметофит* —
ствляет половое размножение.
орофит. Таким образом, в жиз-
померно сменяется гаметофи-
ется спорофитом (рис. 36).
офит и гаметофит могут быть
споровым растениям (хвощам,
суще резкое различие между
Так, гаметофит папоротника
ой (3–30 мм) зеленой пласти-
крупным (до 1,5 м) растением.

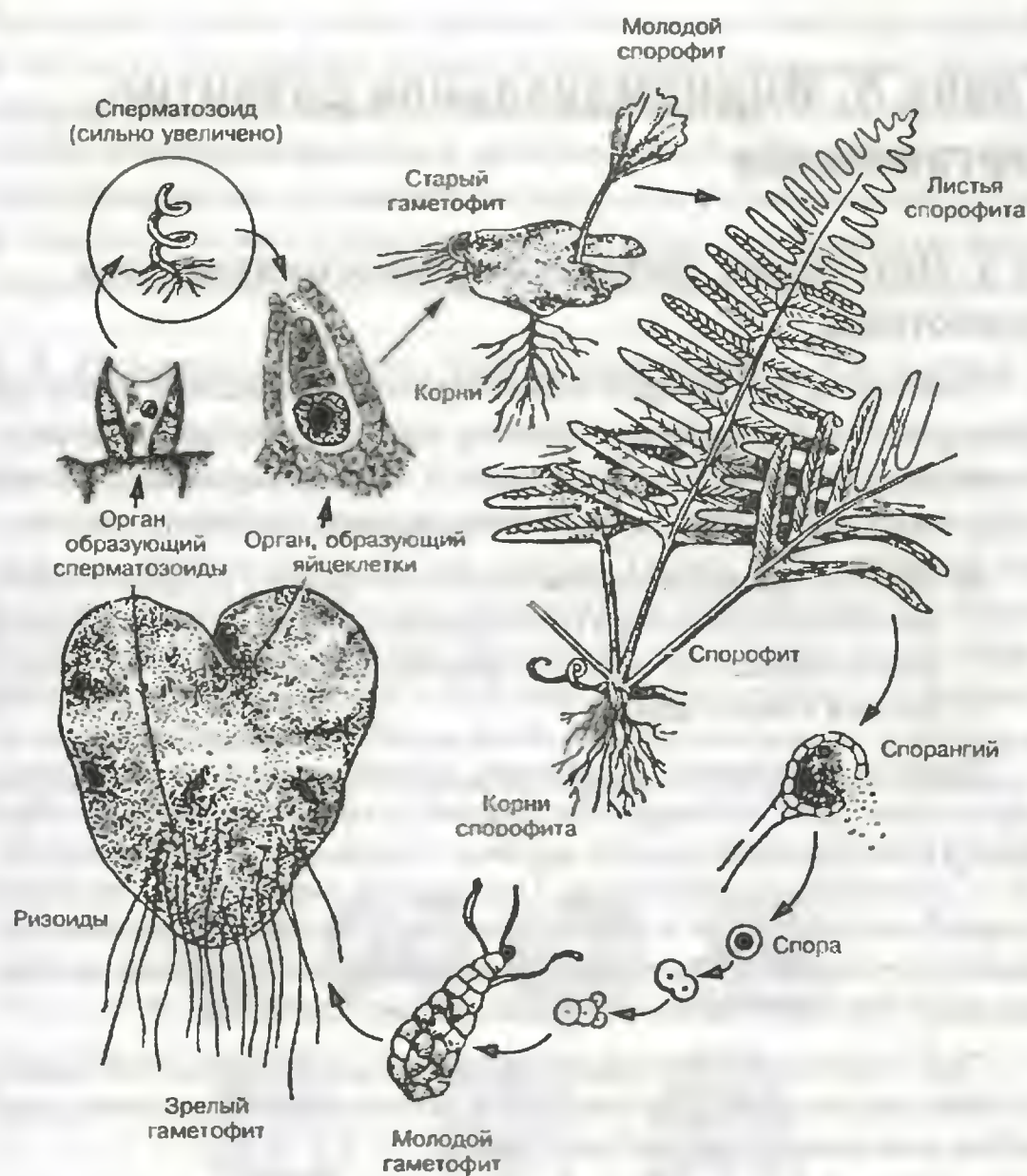


Рис. 36. Цикл развития папоротника. Как и у мхов, здесь происходит смена полового (гаметофит) и бесполого (спорофит) поколений; обычно довольно крупное растение папоротника представляет собой спорофит [9]

В еще более значительной степени редукция гаметофита наблюдается у семенных растений. Развитие и существование их гаметофитов происходит на спорофите. Так, у цветковых растений женский гаметофит (зародышевый мешок) располагается в завязи пестика цветка, а мужской (пыльцевое зерно) — в пыльнике тычинки.

Глава 8. Индивидуальное развитие организмов

§ 1. Онтогенез. Онтогенез у многоклеточных животных

Онтогенез, или процесс индивидуального развития особи, характерен для всех живых существ. Он означает закономерную и последовательную смену событий, определяющую развитие и существование организма от зарождения до конца жизни.

- ♦ Обычно под **онтогенезом** понимают процесс развития многоклеточного организма (образующегося в результате полового размножения) от момента формирования зиготы до естественной смерти особи.

Понятие «онтогенез», безусловно, применимо и к одноклеточным организмам. Действительно, при делении, например, инфузории образуются дочерние клетки-особи, которые сначала существенно отличаются от материнского организма. Они мельче, лишены ряда органелл, формирующихся лишь с течением времени, в процессе их индивидуального существования. Достигнув зрелого состояния, дочерние организмы дадут (претерпев деление) начало новому поколению.

При такой смене поколений не происходит естественной смерти особей, однако можно говорить об их онтогенезе — от деления до деления этих одноклеточных организмов.

Применимо данное понятие и к организмам, размножающимся бесполом путем. Например, при почковании у гидры процесс индивидуального развития особи начинается с момента возникновения почки на материнском организме до естественной смерти дочерней особи.

Наиболее подробно изучен онтогенез у многоклеточных животных, на примере которых мы и рассмотрим основные этапы и закономерности индивидуального развития.

При половом размножении у животных онтогенез начинается с момента формирования зиготы — клетки, образующейся в результате слияния яйцеклетки и сперматозоида. За счет митотического деления зиготы и последующих поколений клеток образуется многоклеточный организм, состоящий из

§ 2. Основные этапы эмбрионального

большого числа клеток разных и органов. На ранних этапах сивный *рост* (увеличение разн особи, *дифференцировка* и мор (возникновение различий ме и тканями) лежит в основе мо мирования различных структур

§ 2. Основные этапы эмб

Период эмбрионального раз *ления зиготы* (рис. 37), т. е. сер ческих делений оплодотворенн ся в результате деления две кл поколения) на этом этапе назв деление следует за другим, прич зующихся blastomeres и с кажды ся все более мелкими. Такая особ определила появление образного



Рис. 37. Дробление и гастрюляция я

На рисунке обозначены:

а — зрелое яйцо с полярным стадия; б — 4-клеточная стадия; д — 16-клеточная стадия; е — 32

Индивидуальное развитие

Онтогенез у многоклеточных

индивидуального развития особи, характеризующихся. Он означает закономерную последовательность событий, определяющую развитие особи от зарождения до конца жизни.

Ученые понимают процесс развития многоклеточного организма (образующегося в результате полового размножения зиготы до естественной смерти).

Понятие онтогенеза применимо и к одноклеточным организмам, например, инфузории, которые сначала существенно отличаются от взрослых. Они мельче, лишены ряда органелл, со временем, в процессе их индивидуального развития, достигают зрелого состояния, дочерние организмы начинают новое поколение.

Онтогенез не происходит естественной смерти особи. Онтогенез — от деления до деления.

У гидры процесс индивидуального развития начинается с момента возникновения почки на теле материнской особи.

Онтогенез у многоклеточных организмов мы рассмотрим основные этапы индивидуального развития.

Онтогенез у животных онтогенез начинается с зиготы — клетки, образующейся в результате слияния сперматозоида и яйцеклетки. За счет деления зиготы и последующих поколений образуется многоклеточный организм, состоящий из

большого числа клеток разных типов, различных тканей и органов. На ранних этапах онтогенеза происходит интенсивный *рост* (увеличение размеров и массы) развивающейся особи, *дифференцировка* и *морфогенез*. Дифференцировка, (возникновение различий между однородными клетками и тканями) лежит в основе морфогенеза, т. е. процесса формирования различных структур в развивающемся организме.

§ 2. Основные этапы эмбрионального развития

Период эмбрионального развития начинается с этапа *дробления зиготы* (рис. 37), т. е. серии последовательных митотических делений оплодотворенной яйцеклетки. Образующиеся в результате деления две клетки (и все последующие их поколения) на этом этапе называются *бластомерами*. Одно деление следует за другим, причем не происходит роста образующихся бластомеров и с каждым делением клетки становятся все более мелкими. Такая особенность клеточных делений и определила появление образного термина «дробление зиготы».

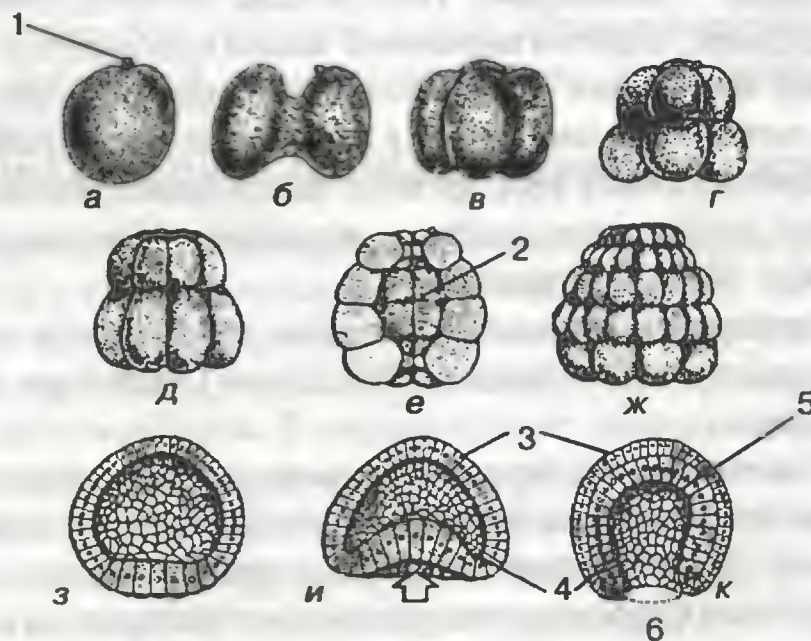


Рис. 37. Дробление и гаструляция яйца ланцетника (вид сбоку) [9]

На рисунке обозначены:

a — зрелое яйцо с полярным тельцем; *б* — 2-клеточная стадия; *в* — 4-клеточная стадия; *г* — 8-клеточная стадия; *д* — 16-клеточная стадия; *е* — 32-клеточная стадия (в разрезе, *ж* — 32-клеточная стадия (в разрезе), *з* — 32-клеточная стадия (в разрезе), *и* — 32-клеточная стадия (в разрезе), *к* — 32-клеточная стадия (в разрезе), *6* — 32-клеточная стадия (в разрезе).

чтобы показать бластоцель); ж — бластула; з — разрез бластулы; и — ранняя гастрюла (на вегетативном полюсе — стрелка — начинается инвагинация); к — поздняя гастрюла (инвагинация закончилась и образовался бластопор; 1 — полярное тельце; 2 — бластоцель; 3 — эктодерма; 4 — энтодерма; 5 — полость первичной кишки; 6 — бластопор).

В результате дробления (когда количество бластомеров достигнет значительного числа) образуется *бластула* (см. рис. 37, ж, з). Часто она представляет собой полый шар (например, у ланцетника), стенка которого образована одним слоем клеток — *бластодермой*. Полость бластулы — *бластоцель*, или *первичная полость*, заполнена жидкостью.

На следующем этапе осуществляется процесс *гастроуляции* — формирование *гастроулы*. У многих животных она образуется путем втягивания бластодермы внутрь на одном из полюсов бластулы при интенсивном размножении клеток в этой зоне. В результате и возникает гастрюла (см. рис. 37, и, к).

Наружный слой клеток получил название *эктодермы*, а внутренний — *энтодермы*. Внутренняя полость, ограниченная энтодермой, полость *первичной кишки* сообщается с внешней средой *первичным ртом*, или *бластопором*. Существуют и другие типы гастроуляции, но у всех животных (кроме губок и кишечнополостных) этот процесс завершается образованием еще одного клеточного пласта — *мезодермы*. Она закладывается между энто- и эктодермой.

По завершении этапа гастроуляции появляются три клеточных пласта (экто-, эндо- и мезодерма), или *три зародышевых листка*.

Далее начинаются процессы *гистогенеза* (образования тканей) и *органогенеза* (образования органов) у зародыша (эмбриона). В результате дифференцировки клеток зародышевых листков формируются различные ткани и органы развивающегося организма. Из эктодермы образуются покровы и нервная система. За счет энтодермы формируются кишечная трубка, печень, поджелудочная железа, легкие. Мезодерма продуцирует все остальные системы: опорно-двигательную, кровеносную, выделительную, половую. Обнаружение гомологии (сходства) трех зародышевых листков едва ли не у всех

животных послужило в пользу теории о единстве их происхождения. Померности были установлены и А. О. Ковалевским, и другими учеными.

На протяжении эмбрионального периода происходит ускорение темпов роста и развития эмбриона. Только в этот период происходит и бластула (поздняя), которая в отличие от зиготы, не имеет ядра, а масса зародыша стремится к центру.

Образование разности клеток происходит в результате дробления и лежит в основе формирования — возникновения тканей и органов. Развитие зародыша сопровождается процессом дифференциации, в результате которого образуются эмбриональные органы и системы, которые в дальнейшем переходят во внешнюю среду.

Завершается эмбриональный период, и появляется особь, способная к самостоятельному существованию.

§ 3. Постэмбриональный период

Период постэмбрионального развития животных складывается из двух основных этапов.

Ювенильный (от рождения до полового созревания) может протекать у различных животных с *метаморфозом*. В период метаморфоза у насекомых, птиц, млекопитающих из яйца или из икры выходит новый организм, который в дальнейшем приобретает свойства взрослого организма. В этот период организм развивается лишь в меньших размерах, чем организм взрослой особи и недоразвит. У животных с малым числом беспозвоночных (например, моллюски, насекомые) и у некоторых высших животных развитие происходит без метаморфоза («прямое развитие»). Из яйца выводится молодой организм, который в дальнейшем развивается до взрослого состояния, образуя жизнь, и

— бластула; з — разрез бла-
(на вегетативном полюсе —
ация); к — поздняя гастрюла
зовался бластопор; 1 — поляр-
— эктодерма; 4 — энтодерма;
6 — бластопор).

когда количество бластоме-
числа) образуется *бластула*
представляет собой полый шар
ка которого образована одним
Полость бластулы — бласто-
наполнена жидкостью.

ествляется процесс *гастрю-*
лы. У многих животных она
астодермы внутрь на одном из
ивном размножении клеток
ает гастрюла (см. рис. 37. и, к).
лучил название *эктодермы*,
утренняя полость, ограничен-
ной кишки сообщается с внеш-
ли *бластопором*. Существуют
у всех животных (кроме губок
есс завершается образованием
— *мезодермы*. Она закладыва-

уляции появляются три кле-
мезодерма), или *три зароды-*

ы *гистогенеза* (образования
ования органов) у зародыша
еренцировки клеток зароды-
азличные ткани и органы раз-
одермы образуются покровы
ермы формируются кишечная
я железа, легкие. Мезодерма
системы: опорно-двигательную,
половую. Обнаружение гомо-
вых листков едва ли не у всех

животных послужило важным аргументом в пользу точки зрения о единстве их происхождения. Изложенные выше закономерности были установлены в конце XIX в. И. И. Мечниковым и А. О. Ковалевским и легли в основу сформулированного ими «учения о зародышевых листках».

На протяжении эмбрионального периода наблюдается ускорение темпов роста и дифференцировки у развивающегося эмбриона. Только в процессе дробления зиготы роста не происходит и бластула (по своей массе) может даже существенно уступать зиготе, но начиная с процесса гастрюляции масса зародыша стремительно увеличивается.

Образование различных клеток начинается еще на этапе дробления и лежит в основе первичной тканевой дифференцировки — возникновения трех зародышевых листков. Дальнейшее развитие зародыша сопровождается все более усиливающимся процессом дифференцировки и морфогенеза. К концу эмбрионального периода у зародыша имеются уже все основные органы и системы, обеспечивающие жизнеспособность во внешней среде.

Завершается эмбриональный период *рождением новой особи*, способной к самостоятельному существованию.

§ 3. Постэмбриональный период развития

Период постэмбрионального развития многоклеточных животных складывается из трех этапов.

Ювенильный (от рождения до полового созревания особи) может протекать у разных животных как *прямое развитие* или с *метаморфозом*. В первом случае (например, у рептилий, птиц, млекопитающих) из яйцевых оболочек или из тела матери выходит новый организм, имеющий все основные органы, свойственные взрослому животному. Отличие заключается лишь в меньших размерах, других пропорциях тела новорожденной особи и недоразвитии половой системы. Однако у немалого числа беспозвоночных (кишечнополостные, черви, моллюски, насекомые) и некоторых хордовых (асцидии, амфибии) животных развитие происходит с метаморфозом (с «превращением»). Из яйца выходит *личинка*, которая по своему строению, образу жизни, питанию, среде обитания существ-

венно отличается от взрослого животного. Достаточно вспомнить гусеницу и бабочку, головастика и взрослую лягушку. Многие органы личинки принципиально отличаются от органов взрослого животного и функционируют лишь в течение ювенильного этапа. «Превращаясь» (совершая метаморфоз), личинка утрачивает их (например, у головастика — жабры, хвост, боковая линия и т. п.) и приобретает органы, свойственные взрослой особи (у лягушки — конечности, легкие, второй круг кровообращения) (рис. 38).

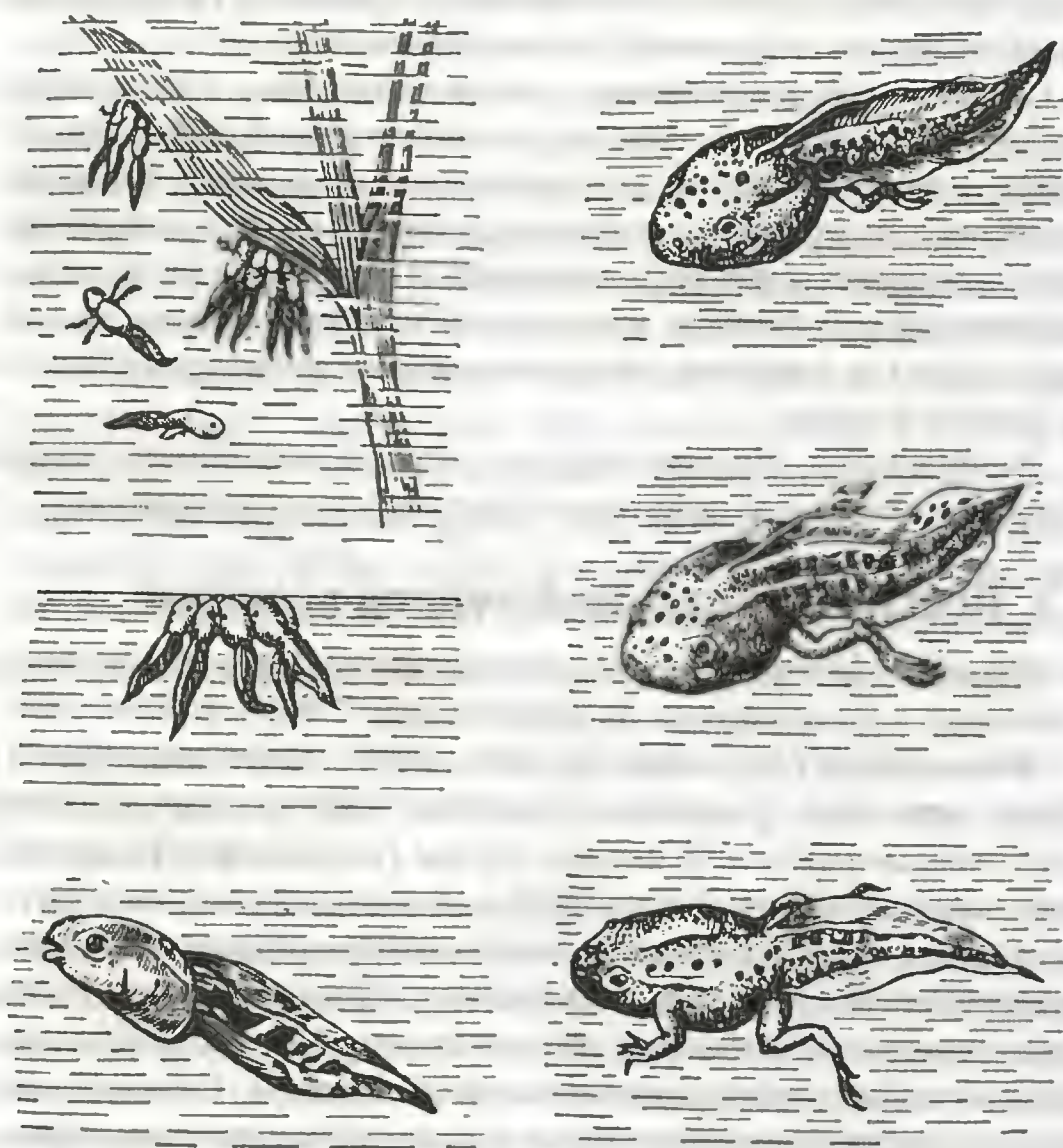


Рис. 38. Последовательность стадий развития головастика лягушки [7]

У насекомых различают две формы метаморфоза — *неполный* и *полный* (рис. 39).

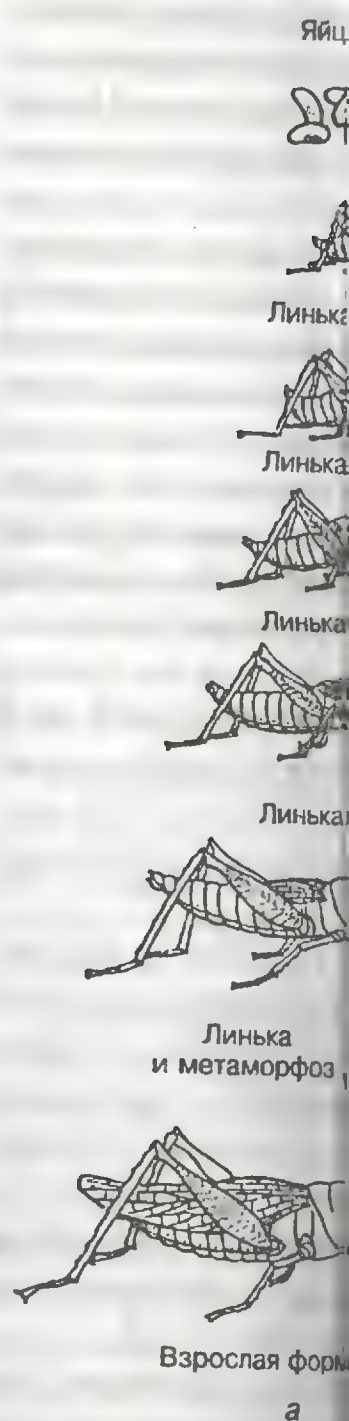
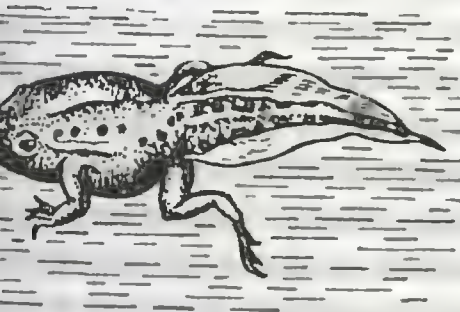


Рис. 39. Сравнение превращением: а — превращением

При неполном метаморфозе насекомых (тараканы, кузнечики)

животного. Достаточно вспом-
овастика и взрослую лягушку.
ипиально отличаются от орга-
нкционируют лишь в течение
аясь» (совершая метаморфоз),
имер, у головастика — жабры,
приобретает органы, свойствен-
— конечности, легкие, второй
3).



звития головастика лягушки [7]

формы метаморфоза — не-

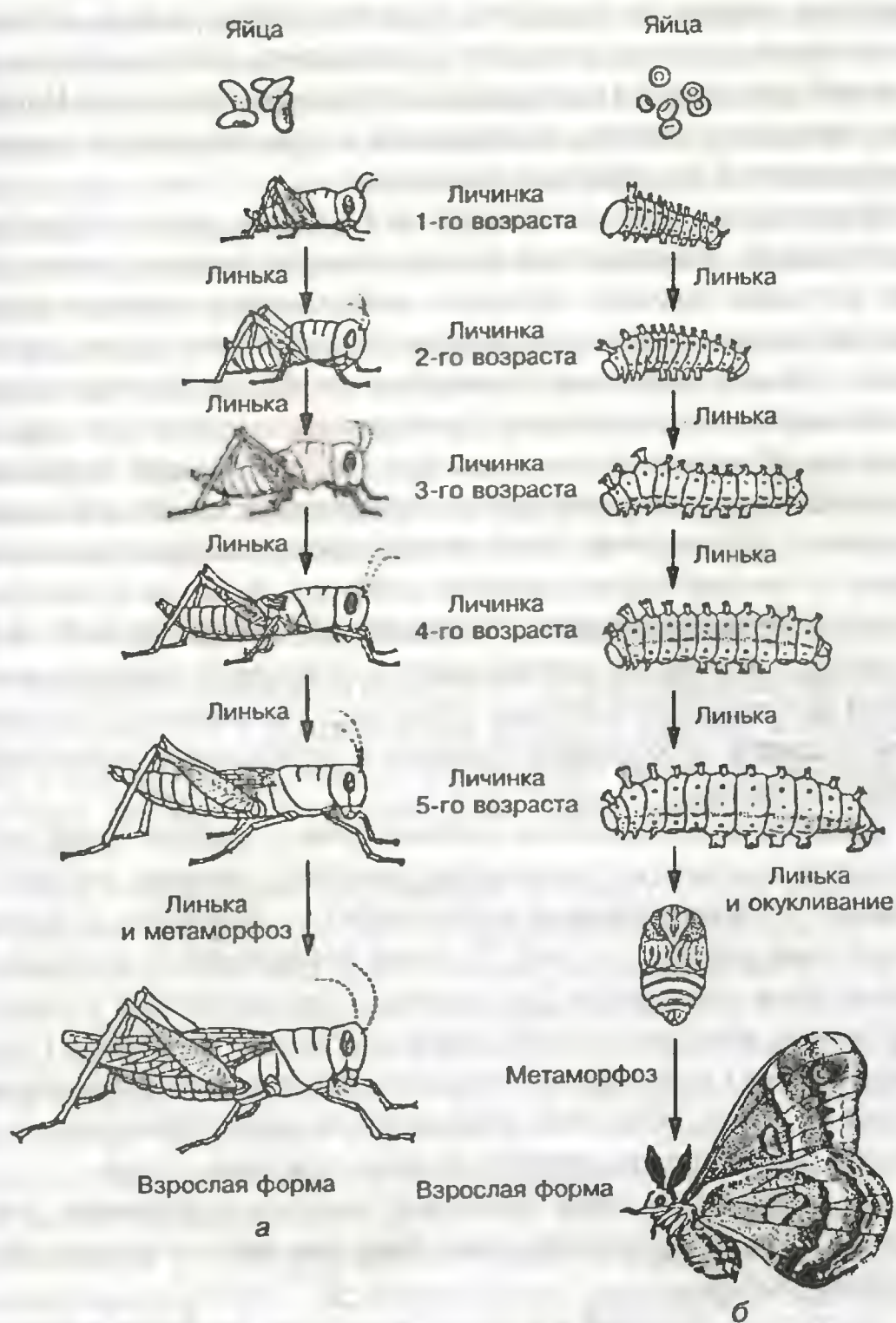


Рис. 39. Сравнение развития насекомого с неполным превращением: а — кузнечика; б — и насекомого с полным превращением — бабочки *Platysamia cecropia* [7]

При неполном метаморфозе, характерном для примитивных насекомых (тараканы, кузнечики, сверчки), личинка и взрослое

животное сходны по строению, питанию, образу жизни. Личинка отличается лишь меньшими размерами, недоразвитостью половой системы и (у крылатых насекомых) крыльев. Путем ряда линек она растет, развивается и при последней линьке превращается во взрослое насекомое.

В случае полного метаморфоза (бабочки, жуки, перепончатокрылые, двукрылые) кроме стадии личинки имеется еще и стадия *куколки*. Личинка насекомого с полным метаморфозом резко отличается от взрослой особи своим строением, средой обитания, способом питания. Превращение их во взрослое насекомое происходит именно на стадии куколки. Внешне та пассивна (не питается, чаще всего неподвижна), однако внутри ее происходят очень сложные процессы. На первом этапе почти полностью разрушаются ткани и органы окуклившейся личинки. А затем из особых недифференцированных клеток (находящихся еще в теле личинки) за счет их интенсивного деления и дифференцировки формируются органы взрослого насекомого. Оно высвобождается из оболочек куколки и переходит к активному существованию.

Биологическое значение метаморфоза у разных групп животных заключается в расселении особей (у сидячих, малоподвижных и паразитических организмов) — например, у губок, моллюсков, плоских червей. Полный метаморфоз у насекомых обеспечивает снижение (устранение) конкурентных отношений между молодым и взрослыми особями. У амфибий (тритон, лягушка) метаморфоз, сопровождающийся сменой образа жизни и среды обитания, указывает на происхождение этой группы животных от первичноводных предков — рыб.

На ювенильном этапе развития отмечается снижение темпов роста и дифференцировки, хотя они еще отчетливо выражены.

Достигнув половой зрелости, животное вступает в *репродуктивную стадию (этап зрелости)*. Оно размножается, и у него полностью прекращается рост и образование новых органов. В организме теперь происходят лишь процессы самообновления структур, изнашивающихся в процессе жизнедеятельности, а также их травматического повреждения.

С определенного момента начинается *этап зрелости* (самообновление строения этого организма, всего тела. С течением времени процессов в организме происходит функциональное изменение, естественная смерть).

Понятие естественной смерти каких-либо организмов. Согласно современной теории жизни особи миротворна. И поэтому является естественным

§ 4. Регуляция индивидуального

Развитие организмов (заложенной в хромосомах) в конкретных условиях. Процесс реализации генетической информации.

Весь объем такой информации и свойств будущего организма. Развитие клеток тела млекопитающих является в процессе митотического деления клеток, и информации. И тем не менее информация состоит из разных типов: эпителиальных и т. д., — делится по своему строению и функциям. Однородной у всех них генетическая информация? Что же происходит в онтогенезе?

Генетическая основа дифференциации активности определенной части организма. В одних клетках разнотканевых, в других — иные группы клеток синтезируют

ению, питанию, образу жизни. Личинки большими размерами, недоразвитостью крыльев. Путем развивается и при последней линьке насекомое.

Метаморфоза (бабочки, жуки, перепончатые) кроме стадии личинки имеется стадия куколки. Личинка насекомого с полным метаморфозом отличается от взрослой особи своим строением, способом питания. Превращение происходит именно на стадии куколки (не питается, чаще всего не двигается). Три ее происхождения очень сложные. Чаще почти полностью разрушаются клетки личинки. А затем из особых клеток (находящихся еще в теле личинки) происходит митотическое деление и дифференциация в органы взрослого насекомого. Оно выходит из куколки и переходит к активному образу жизни.

Метаморфоза у разных групп животных. У насекомых (у сидячих, малоподвижных организмов) — например, у гупки, у бабочки. Полный метаморфоз у насекомых (у летающих насекомых) конкурентных отношений с другими особями. У амфибий (трипсы, сопровождающийся сменой образа жизни, указывает на происхождение этой группы от древних предков — рыб.

Развития отмечается снижение темпов роста, хотя они еще отчетливо вы-

растения, животное вступает в репродуктивную зрелость. Оно размножается, и у него происходит рост и образование новых органов. Происходят лишь процессы саморегуляции, происходящие в процессе жизнедеятельности, в процессе жизнедеятельности, в процессе жизнедеятельности.

С определенного (для каждого вида) момента в онтогенезе начинается этап старения. Восстановительные процессы (самообновление структур) в организме замедляются. Вследствие этого происходит уменьшение массы и размеров органов, всего тела. С течением времени нарастает «торможение» процессов в организме, а в какой-то момент прекращается функционирование жизненно важных систем и наступает естественная смерть.

Понятие естественной смерти подразумевает отсутствие каких-либо болезней, повреждений, вызвавших гибель организма. Согласно современным представлениям, продолжительность жизни особей каждого вида генетически запрограммирована. И поэтому прекращение индивидуальной жизни является естественным событием.

§ 4. Регуляция индивидуального развития

Развитие организмов базируется на генетической программе (заложенной в хромосомном аппарате зиготы) и происходит в конкретных условиях среды, существенно влияющей на процесс реализации генетической информации в онтогенезе особи.

Весь объем такой информации о совокупности признаков и свойств будущего организма содержится в ядре зиготы. Образование клеток тела многоклеточного животного осуществляется в процессе митотического деления зиготы и последующих поколений клеток, идентичных ей по своей генетической информации. И тем не менее тело сформированного организма состоит из разных типов клеток — нервных, мышечных, эпителиальных и т. д., — дифференцированных, отличающихся по своему строению и функциям. Почему же при наличии одинаковой у всех них генетической информации они столь разнообразны? Что же обеспечивает их дифференцировку в онтогенезе?

Генетическая основа дифференцировки — избирательная активность определенной части генов из общего набора в клетках разных тканей. В одних клетках функционирует одна группа генов, в других — иные группы. Соответственно, в каждом клеточном типе синтезируются комплексы специфических

белков, определяющих структурные и функциональные свойства клеток. Этот феномен получил название *дифференциальной экспрессии (активности) генов*. Возникают следующие вопросы: что же регулирует активность генов? Чем определяются различные пути развития клеток в формирующемся организме?

Далеко не все факторы, определяющие процессы дифференцировки, изучены. Однако известно, что на разных этапах онтогенеза активность генов зависит как от внутренних, так и от внешних факторов.

На самых ранних этапах дробления между формирующимися blastomeres возникают различия в химическом составе их цитоплазмы. Это объясняется неоднородностью цитоплазмы зиготы (например, у амфибий еще в яйцеклетке создается неравномерное распределение желтка и пигмента). Считается, что исходное различие в цитоплазматическом окружении ядер в blastomeres приводит к активации в них разных групп генов.

На более поздних этапах эмбрионального развития был обнаружен феномен *эмбриональной индукции*. Так называют влияние одной ткани на другую, соседнюю, которое приводит к образованию в месте контакта новой ткани (например, у амфибий при формировании гастролы мезодерма возникает в эктодерме под воздействием контактирующей с ней энтодермы). Следовательно, эмбриональная индукция приводит к увеличению числа клеточных типов, а осуществляется она за счет выделения клетками особых веществ — индукторов (белков и других веществ).

На этапах эмбрионального и постэмбрионального развития большое значение имеет *гормональная регуляция* роста и дифференцировки. Гормоны (вещества, выделяемые железами внутренней секреции) оказывают воздействие на различные органы и ткани, обуславливают их нормальное развитие, активность генов, формирование пола и размножение организмов.

Рассмотрим, например, регуляцию метаморфоза у амфибий, в ходе которого в организме происходит множество разнообразных изменений. Одни органы (личинки головастика) разрушаются, другие (органы взрослой лягушки) усиленно

растут и развиваются. Влияние гормона щитовидной железы на развитие организма, лишенные щитовидной железы (однако у оперированных животных, если ввести им гормон, развитие нормальное).

Особенно наглядны примеры нарушений в развитии у человека, хорошо изученном образовании гормонов щитовидной железы (двух- и даже трехметровые гиганты, секреторная недостаточность этого гормона — карлики, рост от 60 до 140 см).

На всех без исключения этапах развития организма влияние на развитие окружающей среды (температура, свет, влажность, содержание химических веществ, различные физические и химические факторы).



Рис. 40. Влияние освещенности на развитие цыплят одного возраста, содержащую витамин D₃ в получасовом

урные и функциональные свойства. Изучил название *дифференциальных генов*. Возникают следующие вопросы: активность генов? Чем определяются клетки в формирующемся орга-

ределяющие процессы дифференциации. Известно, что на разных этапах зависит как от внутренних,

облечения между формирующимися различия в химическом соотношении неоднородностью цитоплазмы амфибий еще в яйцеклетке деление желтка и пигмента). Изменения в цитоплазматическом приводит к активации в них

брионального развития был *индукцией*. Так называют процесс, соседнюю, которое приводит к появлению новой ткани (например, мезодерма возникает контактирующей с ней эпидермальной индукция приводит к появлению новых типов, а осуществляется с помощью особых веществ — индукто-

ности эмбрионального развития. *Гормональная регуляция* роста осуществляется веществами, выделяемыми железами. Они оказывают воздействие на различия в их нормальное развитие пола и размножение

цию метаморфоза у амфибий происходит множество различий (личинки головастика) и у лягушки усиленно

растут и развиваются. Все эти изменения происходят под влиянием гормона щитовидной железы. Личинки амфибий, лишенные щитовидной железы, не претерпевают метаморфоза (однако у оперированных личинок его можно вызвать, если ввести им гормон).

Особенно наглядна роль гормонов на многочисленных примерах нарушений в деятельности желез внутренней секреции у человека, хорошо известных медикам. Так, при избыточном образовании гормона роста могут развиваться гиганты двух- и даже трехметровой высоты. В случае же недостаточной секреции этого гормона люди становятся карликами (рост — от 60 до 140 см).

На всех без исключения этапах онтогенеза значительное влияние на развитие организмов оказывают *факторы внешней среды* (температура, свет, давление, гравитация, состав пищи по содержанию химических элементов и витаминов, разнообразные физические и химические факторы) (рис. 40).

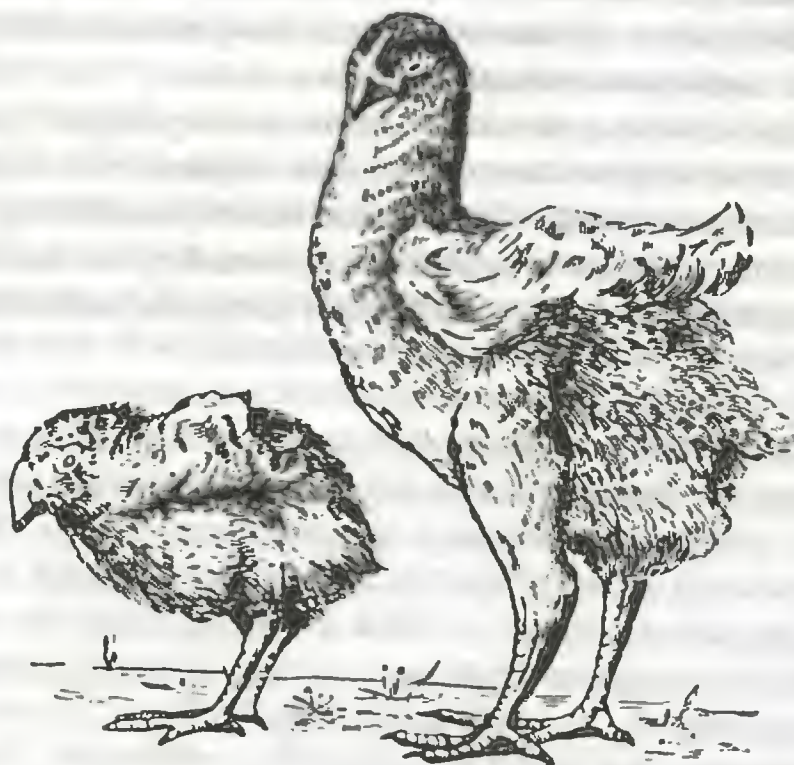


Рис. 40. Влияние освещения солнечными лучами на рост цыплят. Цыплята одного возраста получали одинаковую пищу, не содержащую витамина D. Один цыпленок (справа) подвергался получасовому освещению солнцем [7]

Даже однопояйцовые близнецы (т. е. имеющие идентичный генетический материал), выросшие в различных условиях и подвергавшиеся воздействию различных факторов среды, могут очень сильно отличаться друг от друга по многим признакам. В биологии, медицине и ветеринарии накопилось огромное количество фактов, демонстрирующих повреждающее влияние различных факторов среды на развивающийся организм. В последние десятилетия сформировался самостоятельный раздел медико-биологических наук — *тератология*. Исследования в этой области посвящены изучению уродств и пороков развития организмов, выяснению причин их появления и роли факторов среды. Многие из выявленных *тератогенов* (факторов, вызывающих уродства и пороки развития) оказались различными химическими веществами, с которыми человек контактирует в повседневной жизни: никотином, алкоголем, различными синтетическими соединениями, лекарственными препаратами (при неправильном их применении). Выявлено тератогенное действие ряда физических факторов — различного вида излучения, ультразвука, вибрации, электромагнитного поля и т. п.

Исследования подобного рода имеют огромное практическое значение, возрастающее по мере загрязнения человеком окружающей его среды. Знание закономерностей процессов нормального развития и причин нарушений онтогенеза лежит в основе предупреждения аномалий пороков развития у людей.

Глава 9. Наследственность

§ 1. Наследственность и изменчивость — фундаментальные свойства живых организмов

Представления о том, что для живых существ характерны *наследственность* и *изменчивость*, сложились еще в древности. Было замечено, что при размножении организмов из поколения в поколение передается комплекс признаков и свойств, присущих конкретному виду (проявление наследственности). Однако столь же очевидно и то, что между особями одного вида существуют некоторые различия (проявление изменчивости).

Знание о наличии этих свойств использовалось при выведении новых сортов культурных растений и пород домашних животных. Исстари в сельском хозяйстве применялась *гибридизация*, т. е. скрещивание организмов, отличающихся друг от друга по каким-либо признакам. Однако до конца XIX в. такая работа осуществлялась методом проб и ошибок, поскольку не были известны механизмы, лежащие в основе проявления подобных свойств организмов, а существовавшие на этот счет гипотезы имели чисто умозрительный характер.

В 1866 г. вышел в свет труд Грегора Менделя, чешского исследователя, «Опыты над растительными гибридами». В нем были описаны закономерности наследования признаков в поколениях растений нескольких видов, которые Г. Мендель выявил в результате многочисленных и тщательно выполненных экспериментов. Но его исследование не привлекло внимания современников, не сумевших оценить новизну и глубину идей, опередивших общий уровень биологических наук того времени. Лишь в 1900 г., после открытия законов Г. Менделя заново и независимо друг от друга тремя исследователями (Г. де Фризом в Голландии, К. Корренсом в Германии и Э. Чермаком в Австрии), начинается развитие новой биологической науки — *генетики*, изучающей закономерности наследственности и изменчивости. Грегора Менделя справедливо считают основоположником этой молодой, но очень бурно развивающейся науки.

Основные понятия современной генетики.

- ◆ **Наследственностью** называется свойство организмов повторять в ряду поколений комплекс признаков (особенности внешнего строения, физиологии, химического состава, характера обмена веществ, индивидуального развития и т. д.).
- ◆ **Изменчивость** — явление, противоположное наследственности. Она заключается в изменении комбинаций признаков или появлении совершенно новых признаков у особей данного вида.

Благодаря наследственности обеспечивается сохранение видов на протяжении значительных промежутков (до сотен миллионов лет) времени. Однако условия окружающей среды меняются (иногда существенно) с течением времени, и в таких случаях изменчивость, приводящая к разнообразию особей внутри вида, обеспечивает его выживание. Какие-то из особей оказываются более приспособленными к новым условиям, это и позволяет им выжить. Кроме того, изменчивость позволяет видам расширять границы своего местообитания, осваивать новые территории.

Сочетание двух указанных свойств тесно связано с процессом эволюции. Новые признаки организмов появляются в результате изменчивости, а благодаря наследственности они сохраняются в последующих поколениях. Накопление множества новых признаков приводит к возникновению других видов (при одновременном действии других факторов эволюции; см. главу 13).

Передача наследственных признаков в ряду поколений особей осуществляется в процессе размножения. При половом — через половые клетки, при бесполом наследственные признаки передаются с соматическими клетками (см. главу 7).

Единицами наследственности (ее материальными носителями) являются гены. В функциональном отношении конкретный ген отвечает за развитие какого-то признака. Это не противоречит тому определению, которое мы давали гену выше (см. главы 3 и 4). С химической точки зрения ген — участок молекулы ДНК. Он содержит генетическую информацию о структуре синтезируемого белка (т. е. последовательности аминокислот в белковой молекуле). Совокупность всех

генов в организме определяет совокупность конкретных белков, синтезируемых в нем, что в конечном счете приводит к формированию специфических признаков.

У прокариотной клетки гены входят в состав единственной молекулы ДНК, а у эукариотной — в молекулы ДНК, заключенные в хромосомах (см. главу 4). При этом в паре гомологичных хромосом в одних и тех же участках располагаются гены, отвечающие за развитие какого-то признака (например, окраска цветка, форма семян, цвет глаз у человека). Они получили название *аллельных генов*. В одну пару аллельных генов могут входить либо одинаковые (по составу нуклеотидов и определяемому ими признаку), либо отличающиеся гены.

Понятие «*признак*» связано с каким-то отдельным качеством организма (морфологическим, физиологическим, биохимическим), по которому мы можем отличить его от другого организма. Например: глаза голубые или карие, цветки окрашенные или неокрашенные, рост высокий или низкий, группа крови I(0) или II(A) и т. д.

♦ Совокупность всех генов у организма называется **генотипом**, а совокупность всех признаков — **фенотипом**.

Фенотип формируется на базе генотипа в определенных условиях внешней среды в ходе индивидуального развития организмов (см. главу 8).

§ 2. Закономерности наследования, установленные Г. Менделем

Моногибридное скрещивание. Некоторые закономерности наследования, как уже отмечалось выше, были впервые установлены Г. Менделем. Он достиг успеха в своих экспериментах благодаря использованию *гибридологического метода* — скрещивания организмов, различающихся по каким-либо признакам, и анализа всех последующих поколений с целью установления закономерностей наследования этих признаков. Гибридологический метод и до настоящего времени остается одним из основных в генетических исследованиях.

Г. Мендель усовершенствовал данный метод, и в отличие от своих предшественников, анализировал наследование ограниченного количества признаков (одного, двух, трех). При этом

он выбирал признак с *альтернативным* (контрастирующим) проявлением его у скрещиваемых организмов. Так, он скрещивал сорта гороха с окрашенными и белыми цветками, гладкими и морщинистыми семенами и т. п. Кроме того, Мендель проверял перед скрещиванием, насколько устойчиво наследуются выбранные им признаки в ряду поколений при самоопылении. В процессе эксперимента им проводился также точный количественный учет всех гибридных растений во всех поколениях.

Моногибридное скрещивание. I и II законы Г. Менделя. Моногибридным называется такое скрещивание, при котором родительские пары различаются по одному признаку. В своих опытах Мендель использовал горох: отцовское растение с красными цветками, а материнское — с белыми или наоборот. Родительские организмы, взятые для скрещивания, обозначают латинской буквой *P* (рис. 41 и 42).

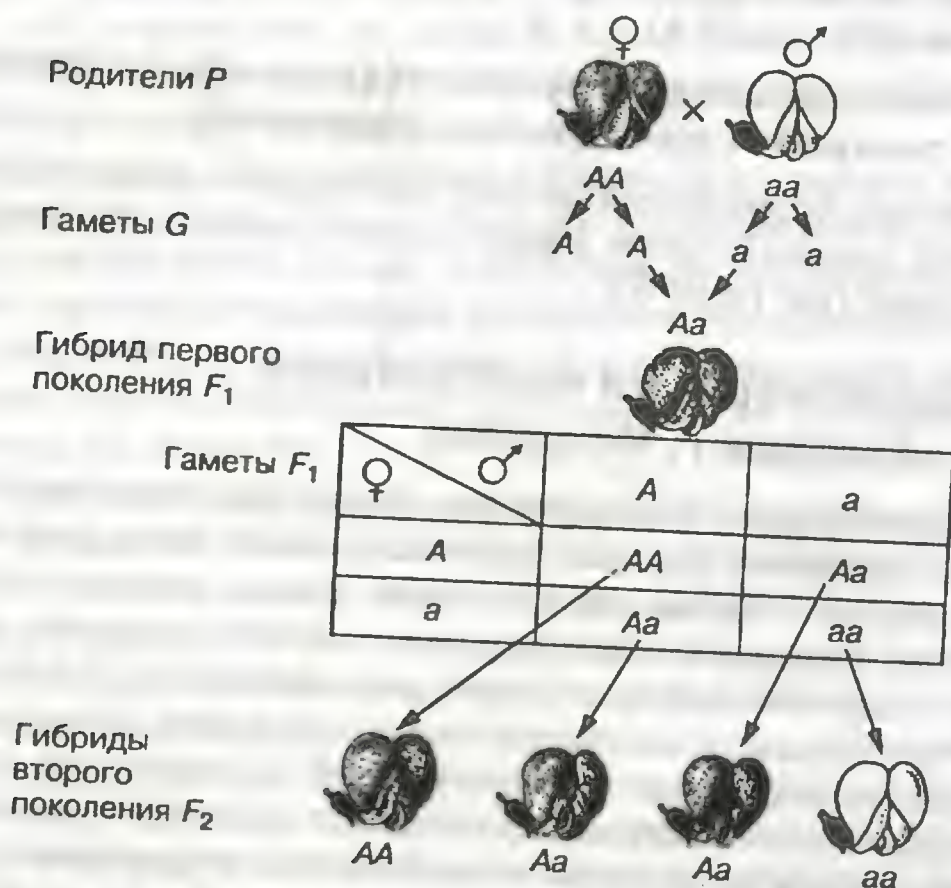


Рис. 41. Схема моногибридного скрещивания. Наследование пурпурной и белой окраски цветков у гороха: *A* — фактор пурпурной; *a* — фактор белой окраски цветка [12]

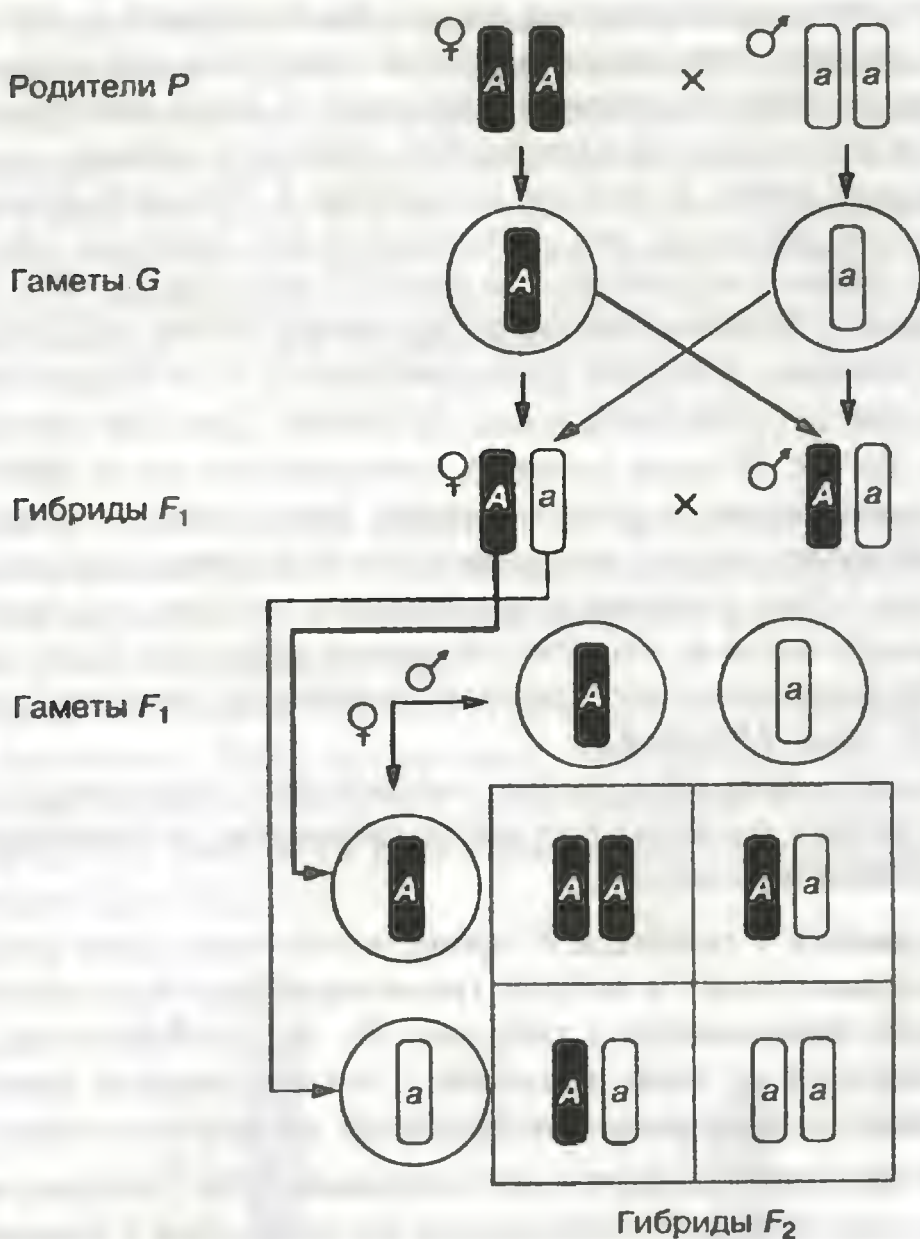


Рис. 42. Схема, иллюстрирующая поведение пары гомологичных хромосом при моногибридном скрещивании: А — фактор пурпурной окраски цветка; а — фактор белой окраски [12]

Полученные в результате скрещивания гибриды первого поколения F_1 обладали только красными цветками. Следовательно, признак второго родителя (белые цветы) не проявился. Преобладание у гибридов первого поколения признака одного из родителей (красные цветки) Мендель назвал **доминированием**, а сам этот признак — **доминантным** («преобладающим»). «Подавляемый» признак (белые цветки) получил название **рецессивного**.

Феномен преобладания одного из признаков у *всех* гибридов первого поколения Мендель определил как *закон единообразия гибридов первого поколения (I закон Менделя)*.

При скрещивании однородных гибридов первого поколения между собой во втором поколении F_2 Мендель наблюдал появление растений как с доминантными (красные цветки), так и с рецессивными (белые цветки) признаками. Эта закономерность носит название *расщепления*. И оно оказывалось не случайным, а строго закономерным: $3/4$ от общего числа гибридов второго поколения F_2 имеют красные цветки, а $1/4$ — белые. Иными словами, соотношение числа растений с доминантными и рецессивными признаками составляет $3 : 1$. Из этого следует, что рецессивный признак у гибридов F_1 не исчез, а был подавлен и проявился во втором поколении.

Расщепление во втором поколении гибридов было названо Менделем *законом расщепления гибридов второго поколения (II закон Менделя)*.

Пытаясь дать объяснение выявленным закономерностям, автор теории высказал ряд предположений о механизмах наследования признаков:

- поскольку у гибридов F_1 проявляется лишь один признак (доминантный), а второй (рецессивный) отсутствует, но вновь проявляется у гибридов F_2 , то, следовательно, наследуются не сами признаки, а наследственные факторы (какие-то материальные частицы), их определяющие;
- эти факторы являются постоянными, присутствуют в организме попарно и передаются из поколения в поколение через гаметы, причем в половую клетку попадает лишь один наследственный фактор из пары;
- при слиянии половых клеток в новом организме вновь оказывается пара наследственных факторов (по одному от отцовского и материнского организмов);
- наследственные факторы неравноценны по своей «силе», более «сильный» доминантный подавляет более «слабый» рецессивный (чем и объясняется единообразие гибридов первого поколения F_1);
- в ходе оплодотворения могут сливаться гаметы, несущие либо одинаковые факторы (только доминантные или толь-

ко рецессивные), либо разные (одна гамета содержит доминантный, другая — рецессивный). В первом случае у нового организма будет присутствовать пара одинаковых факторов. Мендель назвал такие организмы *гомозиготными* (либо AA , либо aa). Во втором случае организмы содержат два разных фактора — они *гетерозиготные* (Aa);

- сочетание доминантных и рецессивных факторов в строго определенных комбинациях обуславливает расщепление признаков в соотношении $3 : 1$ у гибридов второго поколения F_2 .

Теперь вместо слова «фактор» используется «ген». Все предположения, высказанные Менделем о механизме наследования признаков у организмов, получили в ходе развития науки полное подтверждение.

Вспомним темы и понятия (главы 3, 4, 6, 7): ген как участок молекулы ДНК; хромосомы; парность гомологичных хромосом; парность аллельных генов; поведение гомологичных хромосом при мейозе (в ходе образования гамет) и оплодотворении (рис. 43).

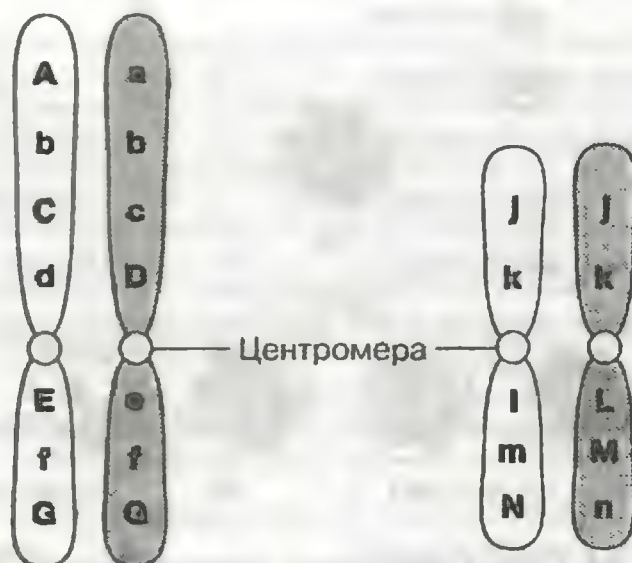


Рис. 43. Две пары гомологичных хромосом. В каждой хромосоме находится много генов (обозначены буквами). Более длинная пара хромосом несет гены A и a ; это означает, что индивидуум, обладающий такими хромосомами, гетерозиготен по данному признаку. По следующей паре (рецессивных) генов b и b он гомозиготен [1].

Менделем была предложена и система записи результатов скрещивания с использованием буквенной символики, которой пользуются в генетике до сих пор. Парные наследственные факторы (т. е. аллельные гены) обозначаются одной буквой, при этом доминантный ген — прописной (например, A), а рецессивный — строчной (a).

Рассмотрим результаты опытов по моногибридному скрещиванию в виде схемы на основе системы записи, предложенной Менделем (см. рис. 41).

Уже при жизни ученого в работах исследователей указывалось на то, что закономерности наследования признаков при моногибридном скрещивании подчас отличаются от установленных им. Например, при скрещивании растений «ночной красавицы» с красными и белыми цветками все гибриды F_1 имеют розовые цветки. А во втором поколении гибридов F_2 наблюдается расщепление признака в соотношении 1 : 2 : 1 (растения с красными, розовыми и белыми цветками) (рис. 44).

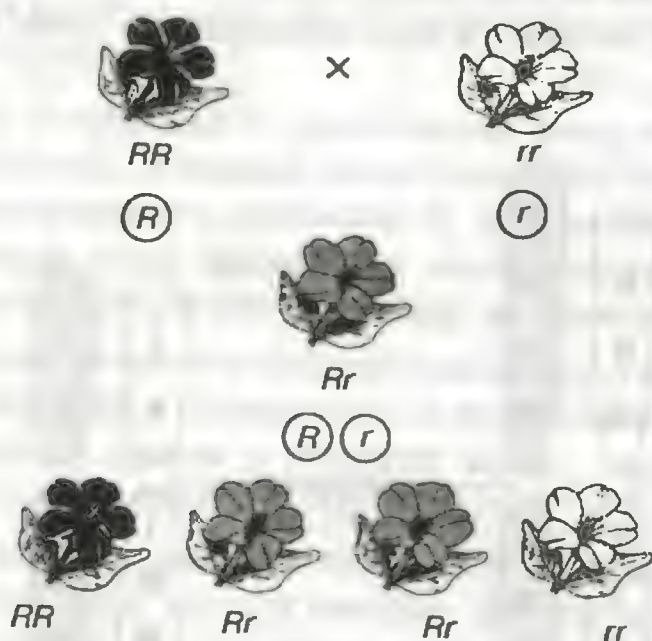


Рис. 44. Схема неполного доминирования [9]

В этом случае наблюдается промежуточный характер наследования, т. е. у гетерозиготных гибридов (Rr) не проявляется ни доминантный признак (красные цветки), ни рецессивный (белые цветки). Эта закономерность наследования получила название *неполного доминирования*.

Кроме данного феномена были выявлены и другие закономерности наследования, отличные от законов Менделя. Следовательно, они не являются абсолютными, а имеют ограниченный характер.

В современной генетике существуют понятия *менделирующие признаки* (наследующиеся по законам Менделя) и *неменделирующие* (наследующиеся по иным законам). Менделирующих признаков у всех организмов большое число. Немало их и у человека (табл. 8 и рис. 45).

Таблица 8

Некоторые менделирующие признаки у человека

Доминантные признаки	Рецессивные признаки
Волосы: темные вьющиеся не рыжие	Волосы: светлые прямые рыжие
Глаза: карие большие	Глаза: голубые маленькие
Близорукость	Нормальное зрение
Ресницы длинные	Ресницы короткие
Нос с горбинкой	Прямой нос
Свободная мочка уха	Приросшая мочка уха
Широкая щель между резцами	Узкая щель между резцами или ее отсутствие
Полные губы	Тонкие губы
Наличие веснушек	Отсутствие веснушек
Шестипалость	Нормальное строение конечностей
Лучшее владение правой рукой	Лучшее владение левой рукой
Наличие пигмента	Альбинизм
Положительный резус-фактор	Отрицательный резус-фактор

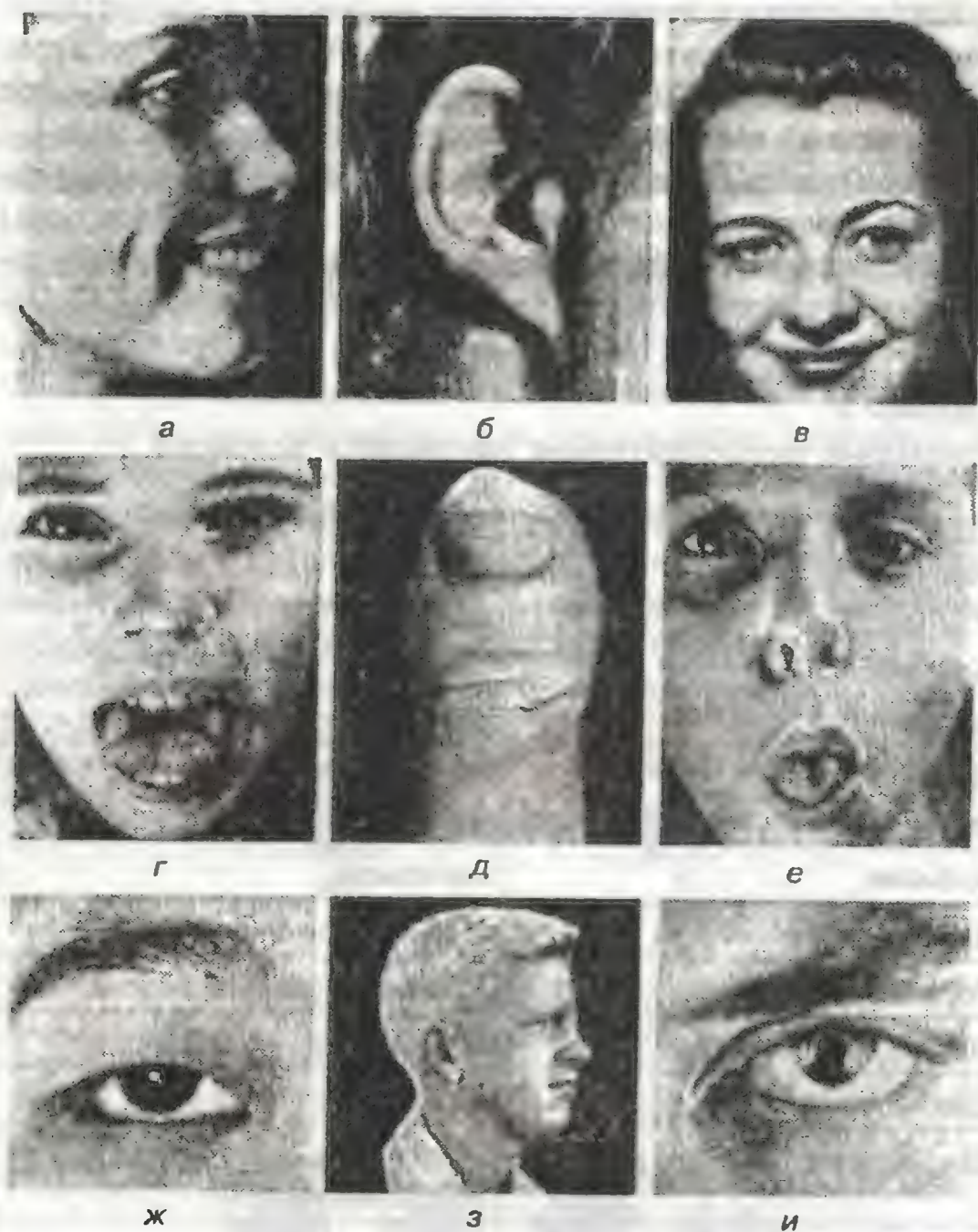


Рис. 45. Некоторые наследственные признаки человека: *а* — ямочки на щеках (доминантный признак); *б* — приросшая мочка уха (рецессивный признак); *в* — рост волос по средней линии лба (доминантный признак); *г* — способность загигать язык назад (доминантный признак); *д* — расплющенный большой палец (доминантный признак); *е* — способность свертывать язык трубочкой (доминантный признак); *ж* — монголоидный разрез глаз (доминантный признак); *з* — альбинизм (рецессивный признак); *и* — зрачок, заходящий на радужную оболочку (сцепленный с полом рецессивный признак) [2]

§ 3. Дигибридное скрещивание. III закон Г. Менделя

При дигибридном скрещивании выбирают родительские организмы, отличающиеся по двум признакам. Мендель в своих опытах использовал экземпляры гороха, различающиеся по цвету и форме семян. Эти признаки он обозначал соответственно буквами $A(a)$ и $B(b)$. Рассмотрим результаты этих опытов (рис. 46 и 47).

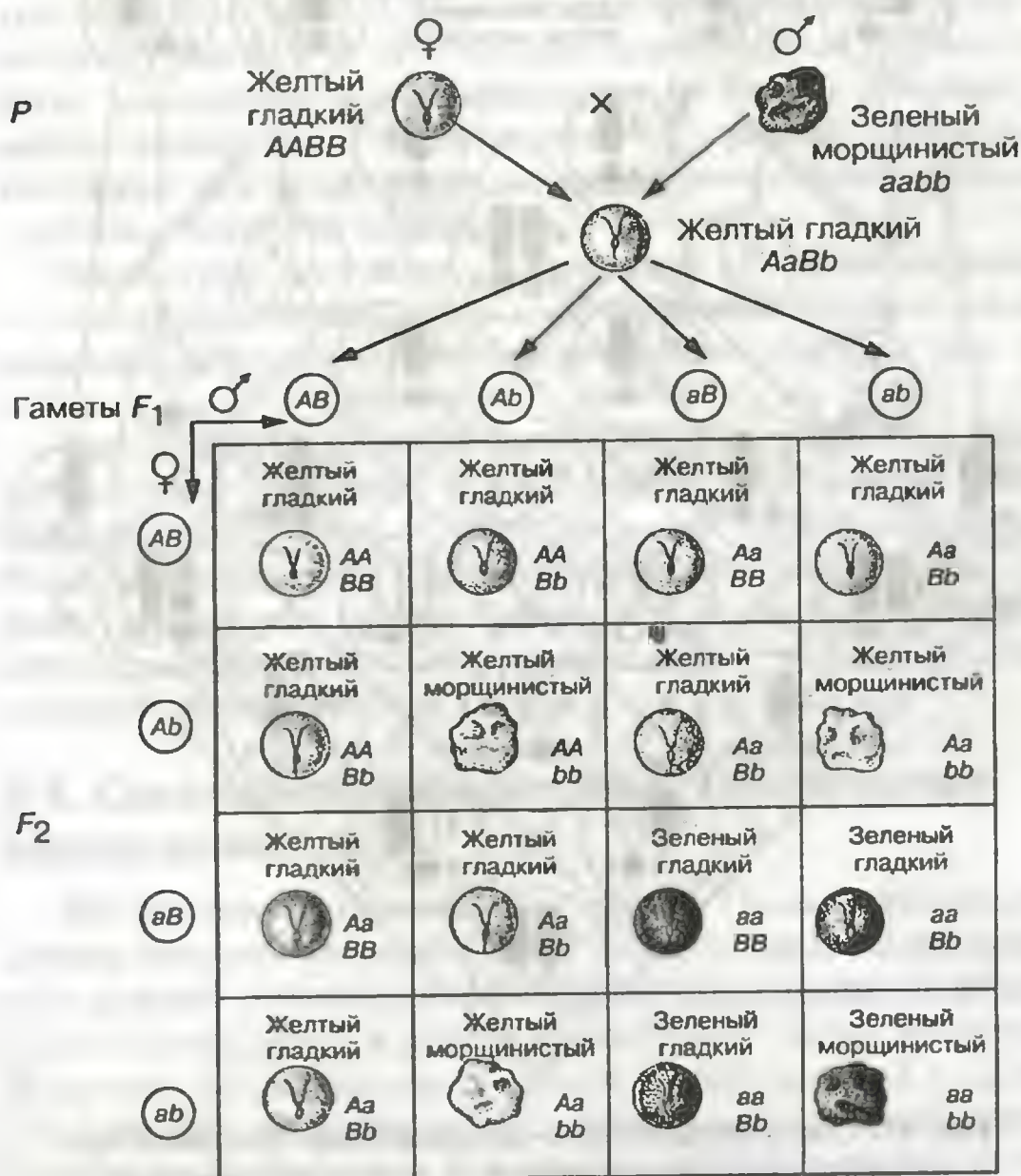


Рис. 46. Схема наследования окраски и формы семян у гороха: A — желтая, a — зеленая; B — гладкая, b — морщинистая [14]

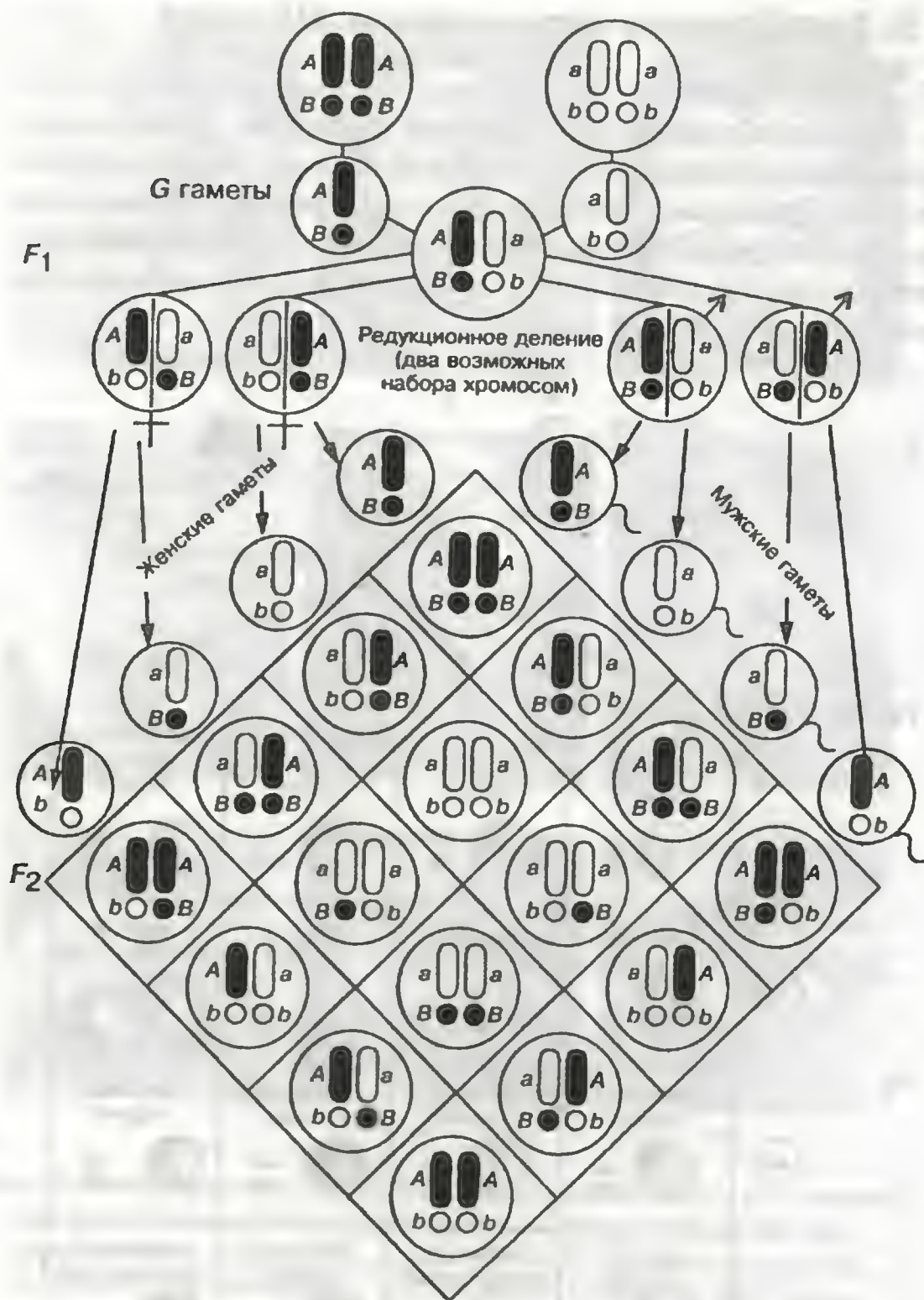


Рис. 47. Схема независимого распределения признаков при дигибридном скрещивании: A, B, a, b — доминантные и рецессивные аллели, контролирующие развитие двух признаков; G — гаметы, половые клетки родителей; F₁ — гибриды первого поколения; F₂ — гибриды второго поколения [10]

Из приведенной на рис. 46 схемы видно, что у гибридов первого поколения F_1 проявляются доминантные признаки (желтый цвет и гладкая форма семян). А вот во втором поколении гибридов F_2 наблюдаются расщепление и, кроме того, появление растений с новым, в отличие от родителей, сочетанием признаков — растений с желтыми морщинистыми и зелеными гладкими семенами. Расщепление во втором поколении (при многократном повторении эксперимента) всегда отличалось закономерностью: 9/16 всех гибридов имели желтые гладкие семена, 3/16 — желтые морщинистые, 3/16 — зеленые гладкие и 1/16 — зеленые морщинистые. Это послужило основанием для утверждения *III закона Менделя — закона независимого наследования двух разных признаков*. Он базируется на независимом расхождении в мейозе гомологичных хромосом разных пар.

Рассмотрим (как было сделано нами для моногибридного скрещивания) результаты опытов по дигибриднему скрещиванию, используя генетическую символику (см. рис. 46 и 47).

Четыре типа гамет одного из родителей и четыре типа гамет другого могут образовать 16 комбинаций сочетания генов $A(a)$ и $B(b)$ среди гибридов F_2 , поскольку сочетание гамет разных типов равновероятно. При построении решетки Пеннета (по имени английского генетика) для учета всех вариантов видно, почему расщепление во втором поколении гибридов F_2 закономерно составляет 9 : 3 : 3 : 1.

§ 4. Сцепленное наследование. Генетическое определение пола

Наследование, сцепленное с полом. Однако проявление закона Менделя возможно лишь тогда, когда гены двух разных аллелей (определяющие в нашем примере цвет и форму семян гороха) лежат в разных парах гомологичных хромосом. В случаях же расположения генов разных аллелей в одной и той же паре наследование двух признаков будет происходить совместно. Этот феномен получил название *сцепленного наследования*, а гены, лежащие в одной хромосоме, — *сцепленных*. Они наследуются все вместе, т. е. у всех потомков будут проявляться все признаки, определяемые сцепленными генами.

Поэтому III закон Менделя, так же как и первые два, имеет ограниченный характер.

Генетическое определение пола и наследование, сцепленное с полом. В результате проведенных исследований были выявлены и наследственные основы раздельнополости у особей одного вида. При сравнении хромосомных наборов в соматических клетках у большинства животных (и человека) оказалось, что у самцов и самок они одинаковы, за исключением одной пары — *половых хромосом*. Рассмотрим последние и наследование пола на примере человека.

У женщины пара половых хромосом представлена двумя крупными гомологичными хромосомами, обозначаемыми буквой X. У мужчины аналогичная пара состоит из X-хромосомы (такой же, как и у женщины) и другой, более мелкой, называемой Y-хромосомой. При образовании гамет в женском организме все яйцеклетки содержат X-хромосому, т. е. одинаковы. Сперматозонды же у мужчины бывают двух типов: в одних есть X-, в других — Y-хромосома. Сочетание половых хромосом в зиготе определяет пол будущего организма (рис. 48).

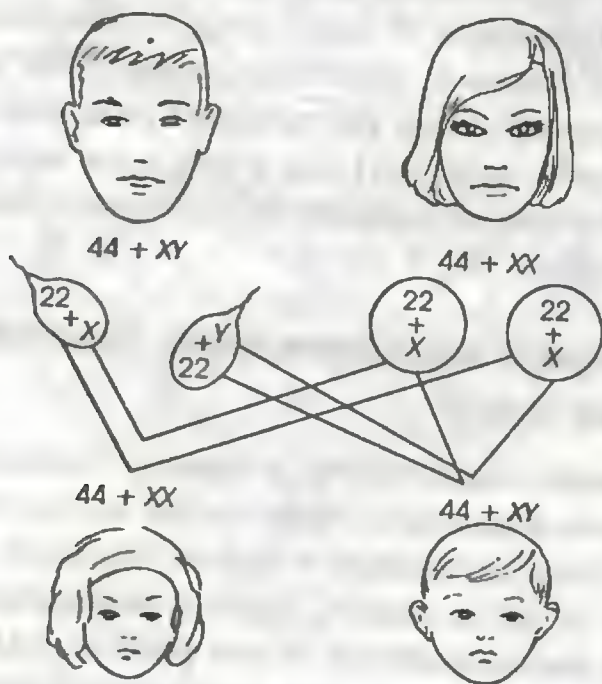


Рис. 48. Схема определения пола у человека. Половина сперматозоидов несет X-хромосому, а другая половина — Y-хромосому. Пол ребенка зависит от того, какой сперматозоид оплодотворит яйцеклетку [10]

Стало быть, развитие определенного пола у человека (и большинства животных) зависит от того, каким сперматозоидом (с X - или Y -хромосомой) будет оплодотворена яйцеклетка (всегда содержащая X -хромосому). Поскольку сперматозоидов двух типов образуется равное число, то вероятность рождения особей того или другого пола равная. Поэтому и количество представителей каждого из полов у любого вида животных (как и у человека) примерно одинаковое.

Для закономерностей, выявленных Менделем, не имеет значения пол организмов, поскольку менделирующие признаки определяются генами, находящимися в неполовых хромосомах, а они одинаково представлены у особей обоих полов. Половые же хромосомы X и Y отличаются друг от друга по составу генов. В Y -хромосоме есть гены, отсутствующие в X -хромосоме, и наоборот (рис. 49).

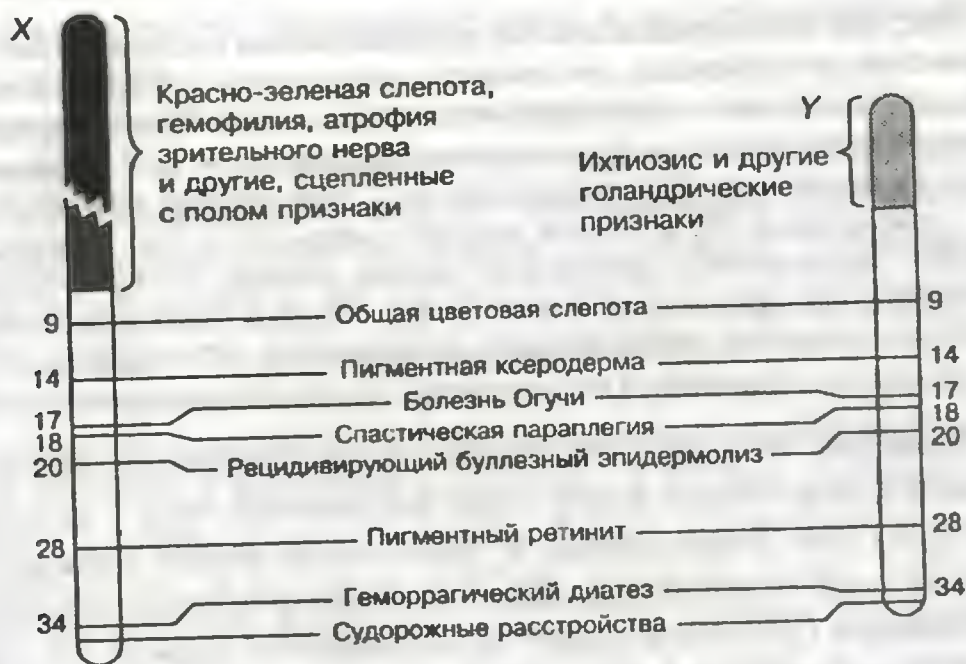


Рис. 49. Половые хромосомы (X и Y) у человека. Слева — X -хромосома, в верхней части которой лежат гены в негомологичном участке с Y -хромосомой. Справа — Y -хромосома, в верхней части которой лежат гены в негомологичном участке с X -хромосомой [5]

Если признак определяется геном, принадлежащим Y -хромосоме, он будет наследоваться по мужской линии: от отца к сыну, от сына к внуку. А если признак определяется рецессивным геном, находящимся в X -хромосоме, то у мужчин

(имеющих лишь одну X -хромосому в наборе) этот признак проявляется, будучи в единственном числе. Рассмотрим закономерности наследования такого признака, как дальтонизм («цветовая слепота»), определяемого рецессивным геном, имеющимся в X -хромосоме (рис. 50).

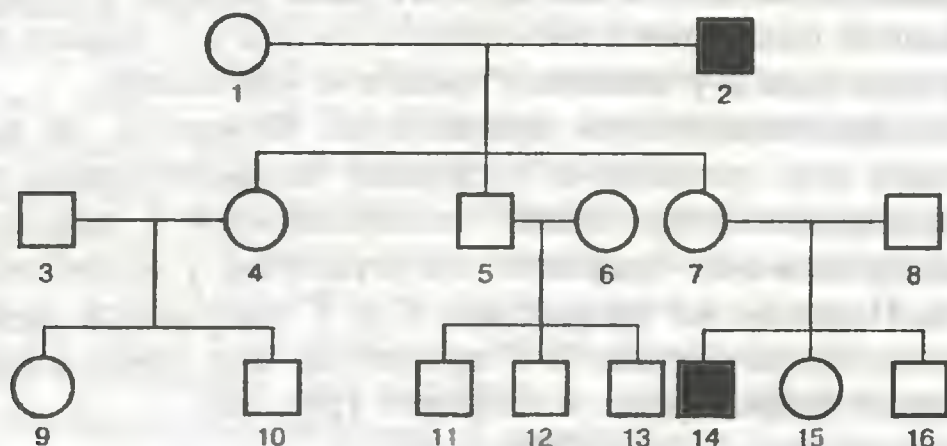


Рис. 50. Схема родословной, показывающая наследование рецессивного признака, ген которого локализован в X -хромосоме (в данном случае — наследование дальтонизма): 1 — женщина с нормальным зрением; 2 — мужчина-дальтоник; 4, 5, 7 — их дети, все имеющие нормальное зрение; 3 — муж первой дочери (4); 6 — жена сына (5); 8 — муж второй дочери (7); 9, 10 — внучка и внук с нормальным зрением от первой дочери; 11–13 — внуки с нормальным зрением от сына; 14–16 — внуки от второй дочери (14 — мальчик, страдающий дальтонизмом; 15 — девочка с нормальным зрением; 16 — мальчик с нормальным зрением) [7]

Очевидно, что у мужчин (характеризующихся одной X -хромосомой) дальтонизм будет чаще встречаться, чем у женщин, у которых две X -хромосомы и дальтонизм может проявиться лишь в случае гомозиготности по данному рецессивному гену.

Обобщая сказанное выше, можно сделать вывод, что признаки, гены которых находятся в половых хромосомах, наследуются своеобразно (не по законам Менделя).

Глава 10. Изменчивость

§ 1. Изменчивость, ее формы.

Ненаследственная изменчивость

Изменчивость (см. определение в главе 9) организмов проявляется в разнообразии особей (одного вида, породы или сорта), отличающихся друг от друга по комплексу признаков, свойств и качеств. Причины тому могут быть разными. В одних случаях данные различия (при одинаковых генотипах у организмов) определяются условиями среды, в которых происходит развитие особей. В других — различия обусловлены неодинаковыми генотипами организмов. На основании этого выделяют два типа изменчивости: *ненаследственную (модификационную, фенотипическую)* и *наследственную (генотипическую)*.

Модификационная (фенотипическая) изменчивость заключается в том, что под действием разных условий внешней среды у организмов одного вида, генотипически одинаковых, наблюдается изменение признаков (фенотипа). Изменения эти индивидуальны и не наследуются, т. е. не передаются особям следующих поколений. Рассмотрим проявление подобной закономерности на нескольких примерах.

В одном из опытов корневище одуванчика разрезали вдоль острой бритвой и высадили половинки в разных условиях — в низине и в горах. К концу сезона из этих проростков выросли совершенно не похожие друг на друга растения. Первое из них (в низине) было высоким, с большими листьями и крупным цветком. Второе, выросшее в горах, в суровых условиях, оказалось низкорослым, с мелкими листьями и цветком (рис. 51).

Генотип у этих двух растений абсолютно идентичен (ведь они выросли из половинок одного корневища), но их фенотипы существенно различались в результате разных условий произрастания. Потомки этих двух растений, выращенные в одинаковых условиях, ничем не отличались друг от друга. Следовательно, фенотипические изменения не наследуются.



Рис. 51. Изменение одуванчика под влиянием внешних условий среды (по Боннье): а — растение, выращенное в низине; б — в горах; оба растения — отводки одной особи [13]

Биологическое значение модификационной изменчивости заключается в обеспечении индивидуальной приспособляемости организма к различным условиям внешней среды.

Рассмотрим другой пример. Представим себе, что два брата, однояйцовых близнеца (т. е. с идентичными генотипами) выбрали еще в детстве разные увлечения: один посвятил себя тяжелой атлетике, а другой — игре на скрилке. Очевидно, через десяток лет между ними будет наблюдаться существенное физическое различие. И также ясно, что у спортсмена его поворожденный сын не родится с «атлетическими» признаками.

Изменения фенотипа под воздействием условий внешней среды могут происходить не беспредельно, а только в ограниченном диапазоне (широком или узком), который обусловлен генотипом. Диапазон, в пределах которого признак может изменяться, носит название *нормы реакции*. Так, например, признаки у коров, учитываемые в животноводстве, — удойность (т. е. количество вырабатываемого молока) и жирность молока — могут изменяться, но в разных пределах. В зависимости от условий содержания и кормления животных

удойность варьируется существенно (от стаканов до нескольких ведер в сутки). В данном случае говорят о *широкой* норме реакции. А вот жирность молока очень незначительно колеблется в зависимости от условий содержания (всего на сотые доли процента), т. е. этот признак характеризуется *узкой* нормой реакции.

Итак, условия внешней среды обуславливают изменения признака в пределах нормы реакции. Границы же последней продиктованы генотипом. Следовательно, изменения самой нормы реакции могут произойти только в результате изменения генотипа (т. е. в результате генотипической изменчивости).

§ 2. Наследственная (генотипическая) изменчивость

В данном случае происходит изменение генотипа и как результат меняются признаки (или их комбинации). Новые признаки *наследуются*, т. е. передаются последующим поколениям организмов.

Выделяют две формы наследственной изменчивости — *комбинативную* и *мутационную*. При комбинативной сами гены не меняются, другим становится лишь их сочетание. При этой форме изменчивости имеющиеся признаки комбинируются (в ряду поколений особей) по-разному, что создает большое разнообразие организмов. Комбинативная изменчивость осуществляется в процессе полового размножения (см. главу 7).

Существует три ее источника:

- при независимом расхождении хромосом в ходе мейоза образуются гаметы с разными сочетаниями генов, т. е. разнокачественные гаметы;
- сочетания при оплодотворении гамет разных типов (по комплексу генов) равновероятны, что обеспечивает формирование разнокачественных зигот, из которых разовьются различающиеся между собой особи;
- за счет процесса кроссинговера повышается разнообразие гамет в результате перекombинации генов в ходе мейоза между гомологичными хромосомами.

Посмотрим, что представляет собой кроссинговер (рис. 52).

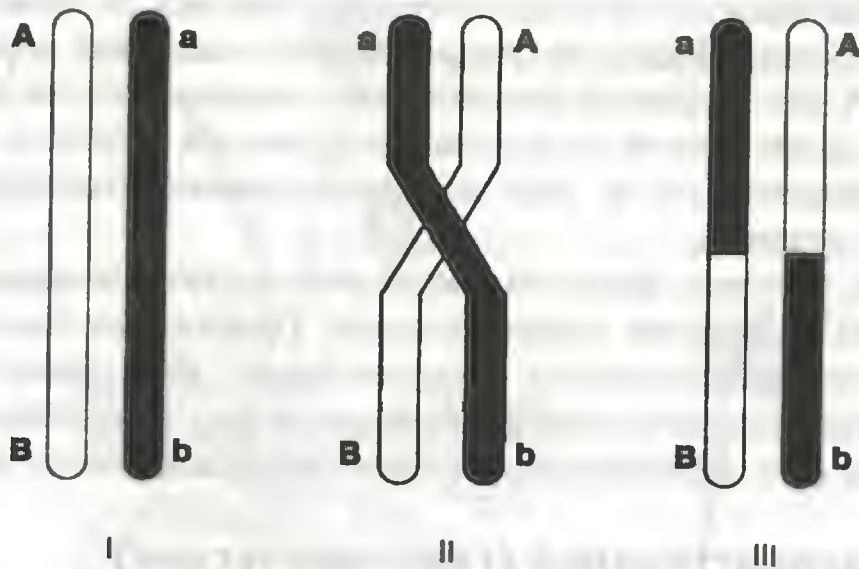


Рис. 52. Упрощенная схема кроссинговера. Две гомологичные хромосомы разрываются в точке контакта (II), и участки их воссоединяются в ином сочетании, вследствие чего образуются две хромосомы (III), каждая из которых содержит участки обоих исходных хромосом (I)

В профазе мейоза (см. главу 6) гомологичные хромосомы каждой пары сближаются, располагаются параллельно друг другу и между ними образуются прочные связи, хромосомы перекручиваются. На этом этапе может происходить (в некоторой части делящихся мейозом клеток) разрыв обеих хромосом на одном уровне, взаимный обмен идентичными участками гомологичных хромосом и восстановление целостности каждой хромосомы. В ходе кроссинговера происходит, таким образом, обмен генами между двумя гомологичными хромосомами. Это обеспечивает новые сочетания генов при образовании гамет, а следовательно, и появление особей с иными сочетаниями признаков, т. е. увеличивается разнообразие особей данного вида.

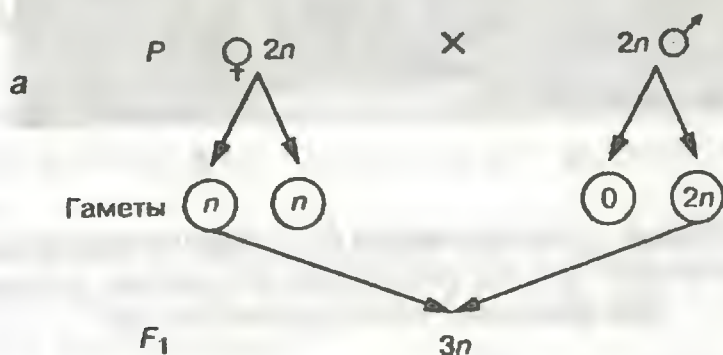
Мутационная изменчивость. Термин «мутация» впервые был введен в генетику Гуго де Фризом (1901 г.), голландским ботаником. *Мутацией* он назвал явление скачкообразного, внезапного изменения наследственного признака.

Выделяют три формы мутационной изменчивости:

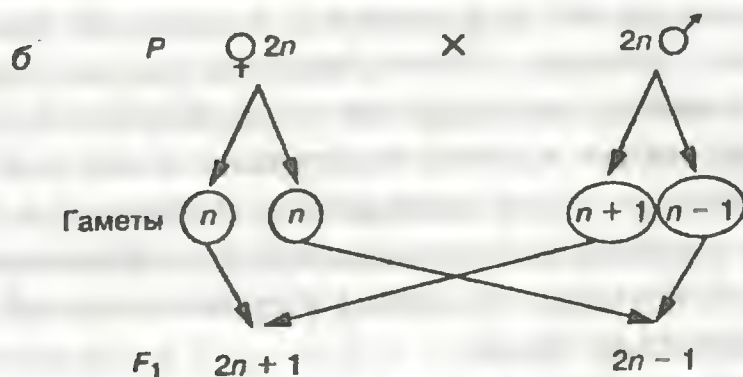
1) *генные мутации*, когда происходят изменения в самих генах — в составе и последовательности нуклеотидов;

2) *хромосомные мутации*: изменения осуществляются на уровне хромосомы — утрата (отрыв и потеря) ее участка, присоединение к хромосоме участка, оторвавшегося от другого, и т. д.;

3) *геномные мутации* — изменения в числе хромосом у данного организма: либо в кратное число раз гаплоидному набору хромосом — $3n$, $4n$, $5n$ и т. д. — это *полиплоидия*, либо на одну или несколько хромосом в наборе — $(2n + 1)$, $(2n - 1)$, $(2n + 2)$, $(2n - 2)$ и т. д. — *гетероплоидия* (рис. 53 и 54).



При действии, например, радиации или температуры гомологичные хромосомы всех пар не разошлись при мейозе, а аномальная гамета ($2n$) участвовала в оплодотворении



Нерасхождение гомологичных хромосом произошло только в одной паре; образовались две аномальные гаметы: с лишней хромосомой ($n+1$) и с недостатком одной хромосомы ($n-1$). Затем эти гаметы участвовали в оплодотворении

Рис. 53. Механизм возникновения: а — полиплоидии; б — гетероплоидии

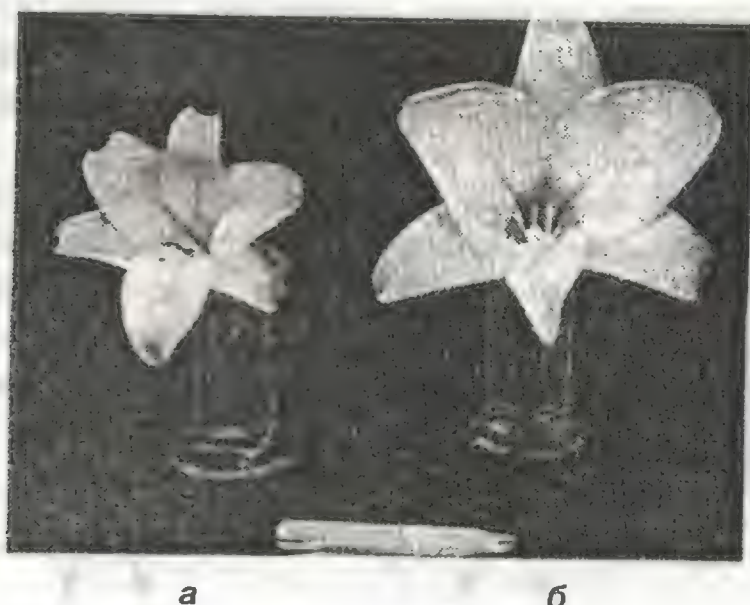


Рис. 54. Цветки: а — диплоидного; б — тетраплоидного растения лилии — типичный пример увеличения размеров, наблюдаемого при удвоении числа хромосом [9]

§ 3. Роль окружающей среды в возникновении мутаций

При всех формах мутаций затрагивается генотип, а следовательно, произошедшие изменения передаются по наследству. Причинами же оказываются различные физические и химические факторы. В естественных (природных) условиях это, например, ультрафиолетовое облучение, радиация, температура, выброс в среду химических веществ в больших концентрациях (как при извержении вулканов) и т. д. Подмечено, что в регионах с повышенным радиационным фоном (где есть действующие вулканы) у организмов наблюдается большая частота мутаций.

Факторы, их вызывающие, носят название *мутагенов*. Из тех, с которыми человек сталкивается повседневно, можно упомянуть алкоголь, никотин, наркотики, ядовитые и лекарственные препараты (неправильно применяемые). Все они могут вызывать мутации, приводящие к развитию у потомства различных заболеваний и аномалий развития.

Мутации также можно вызвать у организмов специально, в эксперименте (для научно-исследовательских целей, в селек-

ции — при выведении новых сортов растений, пород животных, штаммов микроорганизмов). При этом используются разные физико-химические воздействия, способные привести к намеченному результату.

По значению для организмов мутации можно классифицировать как *полезные, нейтральные и вредные*. Те, которые усиливают жизнеспособность, повышают плодовитость, расширяют приспособительные возможности особей, относят к числу полезных, другие, с противоположными функциями, — ко вредным. Нейтральными называются мутации, не приносящие видимой пользы или вреда организму. Такая классификация весьма условна, поскольку при изменении условий внешней среды полезные мутации могут оказаться вредными и наоборот.

Соматические и генеративные мутации. Мутации могут происходить как в соматических клетках, так и в половых. Значение их неравноценно.

В первом случае изменения касаются генопина соматической клетки. В ходе ее деления новые свойства передаются потомкам (последующим поколениям клеток). Если у растения мутирует клетка, из которой образуется почка, а затем побег, то последний будет иметь качества, отличающие его от других частей данного растения (например, на кусте черной смородины появится побег с белыми ягодами). Чем на более ранней стадии развития организма возникает такого рода мутация, тем больше участок ткани, ее несущий.

Соматические мутации, встречающиеся у человека в процессе эмбрионального развития, способны привести к нарушению развития того или иного органа, т. е. послужить причиной аномалий развития и уродств (см. главу 8). Не исключено, что ими же, в частности, объясняется старение людей. Однако при половом размножении признаки, возникшие в результате соматических мутаций, потомкам не передаются (т. е. не наследуются), поскольку эти мутации не затрагивают гаметы.

Генеративные мутации возникают в процессе формирования половых клеток. Новые признаки, обусловленные ими, проявляются лишь у особей следующего поколения (и их потомков) т. е. наследуются.

§ 4. Генетика человека и медицинская генетика

Изучение наследственности и изменчивости у человека связано с определенными методическими трудностями. Например, невозможность применения основного метода в генетике — гибридологического. Невозможность экспериментальных исследований (любые опыты на людях запрещены международным правом). Поэтому в генетике человека используются специальные методы, дающие возможность эффективно вести исследования.

Один из главных ее разделов — *медицинская генетика*, задачей которой стали выявление и профилактика наследственных болезней и аномалий развития. Для этого широко используется *генеалогический метод* — изучение родословных (рис. 55 и 56), т. е. наследования признаков (в том числе и патологических) в поколениях людей, находящихся в родственных отношениях. С помощью данного метода можно определить, действительно ли изучаемый признак наследственный, а также характер наследования (доминантный или рецессивный, сцепленный с полом или же нет).

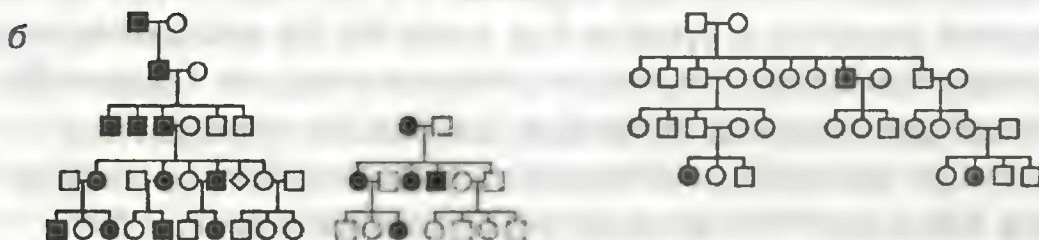
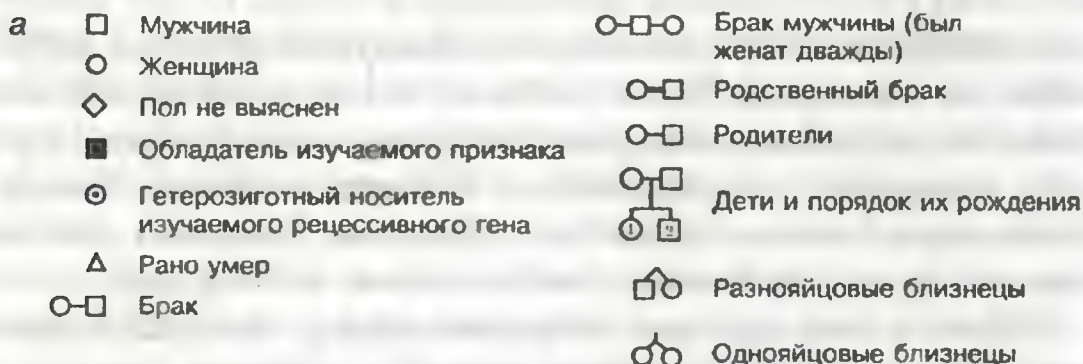


Рис. 55. Условные обозначения и принцип построения родословной: **а** — наиболее употребительные символы, принятые при составлении родословных человека; **б** — пример родословных человека с доминантными аномалиями

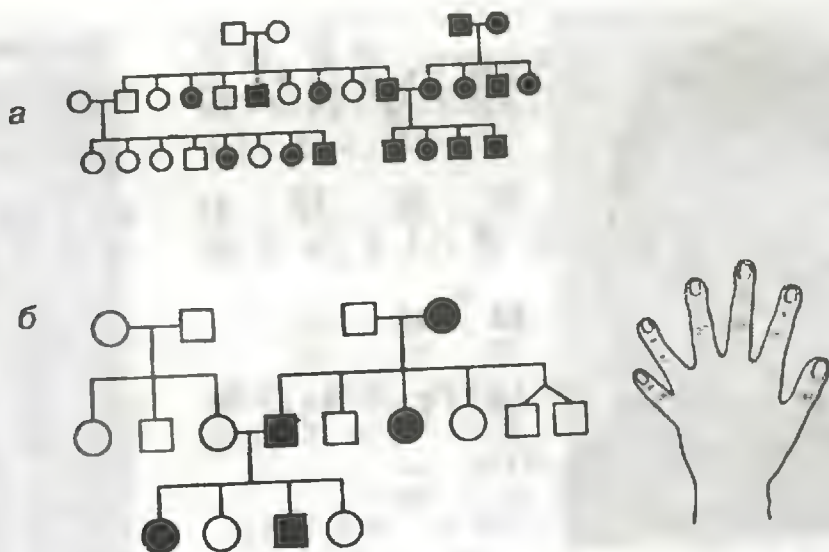


Рис. 56. Примеры родословных человека: а — с рецессивными признаками; б — по полидактилии — шестипалость (доминантный признак) [15]

Соотношение роли генотипа и внешних условий в развитии контрестных признаков проявляется *близнецовый метод*. Поскольку у однояйцевых близнецов одинаковые генотипы, сопоставляя их признаки и условия среды в период развития, можно сделать выводы, насколько формирование того или иного признака жестко определяется генотипом или зависит от условий среды.

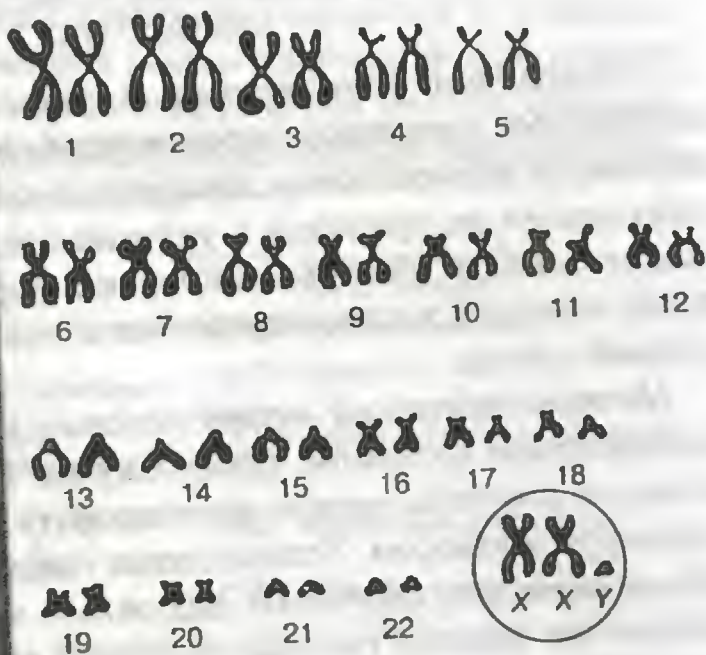
Цитогенетический метод основан на микроскопическом исследовании хромосом. Поскольку все их 23 пары у человека детально изучены, можно фиксировать изменение числа или структуры хромосом. Устанавливая связь этого с конкретными заболеваниями, получают надежные методы диагностики, выявления наследственных болезней еще у новорожденных (рис. 57), что очень важно. При раннем выявлении ряда заболеваний, передающихся по наследству, лечение окажется эффективным.

Многие наследственные заболевания, связанные с нарушениями обмена веществ, диагностируются с помощью *биохимических методов*. Они позволяют выявить либо аномальные белки-ферменты, либо промежуточные продукты обмена, свидетельствующие о наличии болезни. Сегодня установлено более 1 тыс. заболеваний и нарушений обмена веществ у человека, имеющих наследственную природу.

a



б



в



г



Рис. 57. Наследственные заболевания, связанные с изменением числа хромосом: а — синдром Дауна (лишняя хромосома в 21-й паре); б — синдром Клайнфельтера (лишняя X-хромосома у мужчины); в — синдром трисомии по X-хромосомам (лишняя X-хромосома у женщины); г — синдром Тернера–Шершевского (нехватка одной X-хромосомы у женщины) [2]

Актуальные задачи медицинской генетики. Можно выделить несколько наиболее важных перспектив:

- изучение причин возникновения мутаций, приводящих к наследственным заболеваниям и аномалиям развития у человека (разнородные химические и физические факторы);
- поиск и разработка антимуtagenных препаратов (предохраняющих от действия мутагенов);
- профилактика и лечение наследственных болезней человека (разработка методов диагностики и поиска методов лечения);
- развитие и расширение медико-генетического консультирования, которое должно помогать населению в прогнозировании здоровья будущих или родившихся детей; очень важна ранняя диагностика при беременности.

§ 5. Генетика и селекция

Генетика служит теоретической основой селекции — науки, разрабатывающей методы выведения и улучшения пород животных, сортов растений, штаммов микроорганизмов.

Все особи внутри породы или сорта должны иметь сходные, наследственно закрепленные и ценные для человека свойства — продуктивность, определенный комплекс физиологических и морфологических качеств, а также однотипную реакцию на определенные факторы среды. Наследственная изменчивость исходных организмов — основание для создания новых пород животных или сортов растений.

Зная закономерности наследования отдельных признаков, можно сочетать их (путем скрещивания) у потомков. Так, например, у пшеницы можно добиться сочетания типа колоса и характера развития (яровой или озимый).

Все созданные и создаваемые породы и сорта отличаются от диких предков. Это объясняется тем, что селекционеры целенаправленно отбирают для скрещивания особей, обладающих какими-то мутантными признаками, и производят их комбинации путем скрещивания.

Огромное значение для развития селекции имело открытие и использование искусственного мутагенеза, т. е. возможности вызывать появление новых мутаций у микроорганизмов, растений или животных, воздействуя на них каким-либо мутагенным фактором (рентгеновские лучи, ультрафиолетовое облучение, различные химические вещества, температура и т. д.).

Ценным источником изменчивости для селекции растений служит полиплоидия (см. выше). У полиплоидных растений, как правило, органы (плоды, листья, цветки) существенно крупнее, чем у диплоидных. Так, например, у тетраплоидного хлопчатника ($4n$) в более крупной коробочке содержится на 30 % больше волокон. Масса зерен у тетраплоидной ржи ($4n$) сорта «ленинградская тетра» примерно вдвое больше, чем у диплоидной того же сорта.

Для интенсификации процесса изменчивости внедряется метод отдаленной гибридизации (скрещивание особей разных видов и даже родов). Новые перспективы в селекции открываются также в связи с прогрессом *генной инженерии*. Она создала методы и приемы для введения генов, выделенных у одних организмов (или искусственно синтезированных), в другие с передачей им новых признаков и свойств. Сегодня генная инженерия уже широко используется в селекции микроорганизмов; достигнуты первые успехи в переносе генов между разными видами растений и животных.

Глава 11. Основы экологии

§ 1. Экология как наука. Экологические факторы

В начале XX в. сформировалась новая биологическая наука — *экология*. В переводе с греческого — это «наука о местообитании». Экология изучает как взаимоотношения организмов одного или разных видов, так и взаимодействие живых существ с неживой природой.

Представления о наличии взаимосвязи живых существ между собой и со средой их обитания существовали в биологии уже давно. В зоологических и ботанических работах издавна помимо описания строения животных и растений рассказывалось об условиях их существования.

Сам термин «экология» был введен в науку в 1866 г. видным немецким биологом Э. Геккелем. Однако лишь в XX в., преимущественно во второй его половине, чисто экологические исследования получили огромный размах. И это, конечно, не случайно.

Развитие человеческого общества в конце II тысячелетия характеризуется интенсивным ростом численности населения, а следовательно, и возрастанием потребностей человечества в пище и сырье. В условиях научно-технического прогресса воздействия людей на природу приобрели поистине планетарный характер. Огромные пространства на Земле подверглись коренным преобразованиям в результате хозяйственной деятельности человека. Это выразилось и в истощении природных ресурсов, и в разрушении природных комплексов, и в загрязнении внешней среды.

Человек вступил в острый конфликт с природой, углубление которого грозит глобальной экологической катастрофой. В результате могут погибнуть многие виды организмов, и в первую очередь сам человек. Чтобы предотвратить это, нам необходимо пересмотреть свои взаимоотношения с окружающим миром. Существование и развитие человеческого общества должно строиться на глубоком понимании законов существования и развития живой природы, природных комплексов и систем.

Научной основой для решения вышепозванных проблем послужит именно экология. Сегодня она стремительно накапливает данные и оказывает все усиливающееся влияние на естествознание, науку в целом, а также на все сферы деятельности человека — сельское хозяйство, промышленность, экономику и политику, образование, здравоохранение и культуру. Только на базе экологических знаний могут быть построены эффективная система охраны природы и рациональное природопользование.

Экологические факторы. Для каждого вида организмов присуща определенная среда обитания, т. е. комплекс условий, необходимых для их нормального существования. В экологии это заменено понятием *экологических факторов*, воздействующих на живые организмы. Экологические факторы разнообразны по своей природе и характеру воздействия на организмы. Общепринято подразделять их на три основные группы — *абиотические, биотические и антропогенные*.

§ 2. Абиотические факторы

Абиотические факторы — факторы неживой природы, физические и химические по своему характеру. К их числу относятся: свет, температура, влажность, давление, соленость (особенно в водной среде), минеральный состав (в почве, в грунте водоемов), движения воздушных масс (ветер), движения водных масс (течения) и т. д. Сочетание различных абиотических факторов определяет распространение видов организмов по разным областям земного шара. Всем известно, что тот или иной биологический вид встречается не повсеместно, а в районах, где имеются необходимые для его существования условия. Именно этим, в частности, объясняется географическая приуроченность различных видов на поверхности нашей планеты.

Следует отметить, что существует немало *видов-космополитов*, т. е. обитающих повсюду. Например, двустворчатый моллюск *мидия* живет в морях и океанах обоих полушарий от полярных областей до экватора. Много видов-космополитов встречается среди паразитов. Например, такие паразиты человека, как дизентерийная амеба, детская острица, аскарида, вши, распространены повсеместно.

Как уже отмечалось выше, существование определенного вида зависит от сочетания множества различных абиотических факторов. Причем для каждого вида значение отдельных факторов, а также их комбинации весьма специфично.

Важнейшим для всех живых организмов является свет. Во-первых, потому, что это практически единственный источник энергии для всего живого. Автотрофные (фотосинтезирующие) организмы — цианобактерии, растения, преобразуя энергию солнечного света в энергию химических связей (в процессе синтеза органических веществ из минеральных), обеспечивают свое существование. Но кроме того, органические вещества, ими созданные, служат (в виде пищи) источником энергии для всех гетеротрофов. Во-вторых, свет играет важную роль как фактор, регулирующий образ жизни, поведение, физиологические процессы, происходящие в организмах. Вспомним такой хорошо известный пример, как осеннее сбрасывание листвы у деревьев. Постепенное сокращение светового дня запускает сложный процесс физиологической перестройки растений в преддверии долгого зимнего периода.

Изменения светового дня в течение года имеют огромное значение и для животных умеренного пояса. Сезонностью обусловлены размножение многих их видов, смена оперения и мехового покрова, рогов у копытных, метаморфоз у насекомых, миграции рыб, птиц.

Не менее важным абиотическим фактором, чем свет, является температура. Большинство живых существ может жить лишь в диапазоне от -50 до $+50$ °C. И главным образом в местах обитания организмов на Земле отмечаются температуры, не выходящие за эти пределы. Однако есть виды, которые приспособились к существованию при очень высоких или низких значениях температуры. Так, некоторые бактерии, круглые черви могут обитать в горячих источниках с температурой до $+85$ °C. В условиях Арктики и Антарктиды встречаются разные виды теплокровных животных — белые медведи, пингвины.

Температура как абиотический фактор способна существенно влиять на темпы развития, физиологическую активность живых организмов, поскольку подвержена суточным и сезонным колебаниям.

Другие абиотические факторы не менее важны, но в разной степени для разных групп живых организмов. Так, для всех наземных видов существенную роль играет влажность, а для водных — соленость. На фауну и флору островов в океанах и морях значительное влияние оказывает ветер. Для обитателей почвы важна ее структура, т. е. размер частиц грунта.

§ 3. Биотические и антропогенные факторы

Биотические факторы (факторы живой природы) представляют собой разнообразные формы взаимодействий организмов как одного, так и разных видов.

Взаимоотношения организмов одного вида чаще имеют характер *конкуренции*, причем достаточно острой. Это обусловлено их одинаковыми потребностями — в пище, территориально пространстве, в свете (для растений), в местах гнездования (для птиц) и т. д.

Нередко во взаимоотношениях особей одного вида встречается и *кооперация*. Стайный, стадный образ жизни многих животных (копытных, котиков, обезьян) позволяет им успешно защищаться от хищников, обеспечить выживание детенышей. Любопытный пример представляют волки. У них в течение года наблюдается смена конкурентных отношений на кооперативные. В весенне-летний период волки живут парами (самец и самка), выращивают потомство. При этом каждая пара занимает определенную охотничью территорию, обеспечивающую их пропитание. Между парами идет жесткая территориальная конкуренция. В зимний же период волки собираются в стаи и совместно охотятся, причем в волчьей стае складывается довольно сложная «социальная» структура. Переход от конкуренции к кооперации обусловлен здесь тем, что в летний период добычи (мелких животных) много, а зимой доступны лишь крупные животные (лоси, олени, кабаны). С ними волку в одиночку не справиться, вот и образуется стая для успешной совместной охоты.

Взаимоотношения организмов разных видов весьма разнообразны. У тех, которые имеют сходные потребности (в пище, местах гнездования), наблюдается *конкуренция*. Например, между серой и черной крысами, рыжим тараканом и черным. Не очень часто, но между разными видами складывается

кооперация, как на птичьем базаре. Многочисленные птицы мелких видов первыми замечают опасность, приближение хищника. Они поднимают тревогу, а крупные, сильные виды (например, серебристые чайки) активно нападают на хищника (песца) и прогоняют его, защищая и свои гнезда, и гнезда мелких птиц.

Широко распространено во взаимоотношениях видов *хищничество*. При этом жертву хищник убивает и целиком съедает. К такому способу близко примыкает и растительность: здесь также особи одного вида поедают представителей другого (иногда, правда, не целиком съедая растение, а лишь частично).

Очень часто во взаимоотношениях разных видов встречаются *симбиотические* связи. Под симбиозом понимают *совместное существование двух видов организмов*. Один вид (симбионт) существует благодаря «эксплуатации» другого (хозяина). Различают три основные формы симбиоза: *комменсализм*, *мутуализм* и *паразитизм*.

При *комменсализме* симбионт извлекает пользу из сожительства, а хозяину не причиняется вреда, но он и не получает никакой пользы. Например, рыба-лоцман (комменсал), живя возле крупной акулы (хозяин), имеет надежного защитника, да и «со стола» хозяина ей переносит пища. Акула же попросту не замечает своего «нахлебника». Широко наблюдается комменсализм у животных, ведущих прикрепленный образ жизни, — губок, кишечнополостных (рис. 58).



Рис. 58. Актиния на раковине, занятой раком-отшельником [11]

Личинки этих животных оседают на панцирь крабов, раковину моллюсков, а развившиеся взрослые организмы используют хозяина как «транспортное средство».

Мутуалистические взаимоотношения характеризуются обоюдной выгодой как для мутуалиста, так и для хозяина. Широко известные примеры тому — кишечные бактерии у человека («поставляющие» своему хозяину необходимые витамины); клубеньковые бактерии — фиксаторы азота, — живущие в корнях растений, и т. д.

Паразитизм характеризуется антагонистическими отношениями. Паразит, питаясь за счет хозяина (его тканей, крови, питательных веществ), причиняет ему вред, а хозяин стремится уничтожить или удалить паразита либо подавить его активность и жизнеспособность. Паразит, в свою очередь, противодействует защитным реакциям хозяина.

Наконец, два вида, существующие на одной территории («соседи»), могут никак не взаимодействовать друг с другом. В этом случае говорят о *нейтрализме*, отсутствии каких-либо взаимоотношений видов.

Антропогенные факторы — факторы (воздействующие на живые организмы и экологические системы), возникающие в результате деятельности человека (см. § 4 в главе 12).

§ 4. Биогсоценоз, его структура, свойства и функционирование

Только что мы рассмотрели, какими разными отношениями могут быть связаны два вида, живущие на одной территории. Однако в любом ограниченном пространстве обычно обитает множество видов, между которыми установились постоянные и сложные взаимоотношения. Иными словами, различные виды организмов, существующие в определенном пространстве с комплексом физико-химических условий, образуют сложную систему, более или менее длительно сохраняющуюся в природе. В экологии их называют экосистемами (А. Тенсли, 1935 г.) или биогсоценозами (В. Н. Сукачев, 1940 г.).

- ◆ **Биогсоценоз** — это исторически сложившееся сообщество организмов разных видов (*биоценоз*), тесно связанных между собой и с окружающей их неживой природой (*биотоп*) обменом веществ и энергии (рис. 59 и 60).

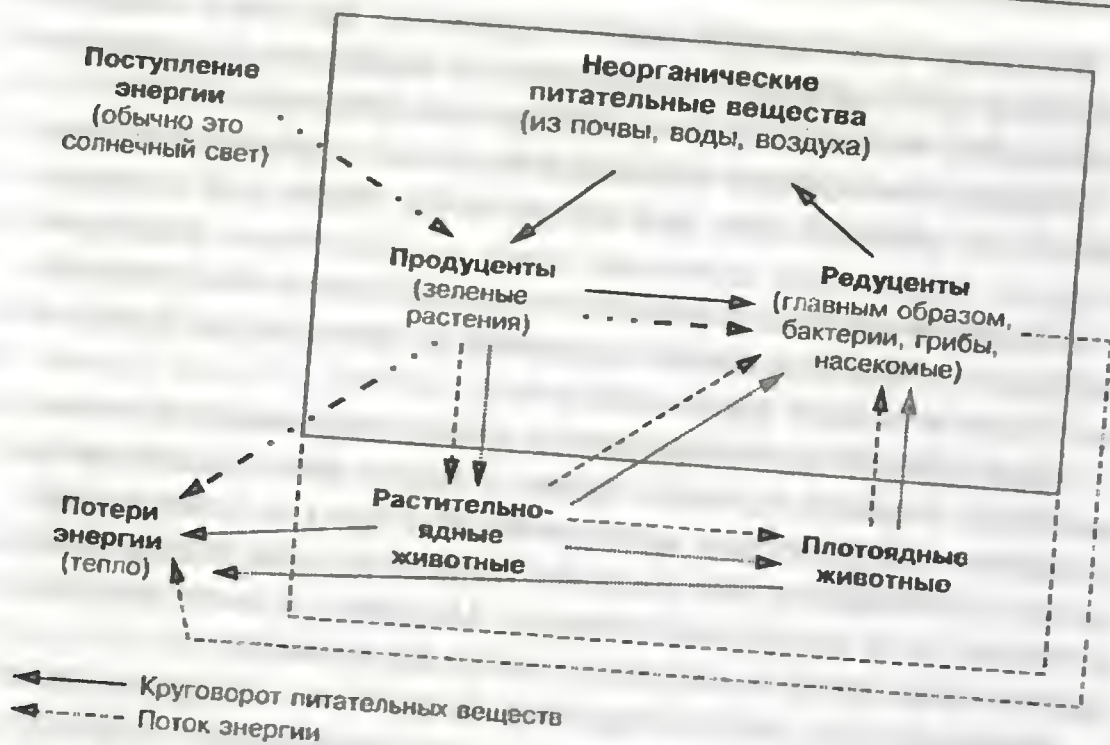


Рис. 59. Основные компоненты экосистемы. Светлыми стрелками показан поток энергии, черными — круговорот питательных веществ [1]

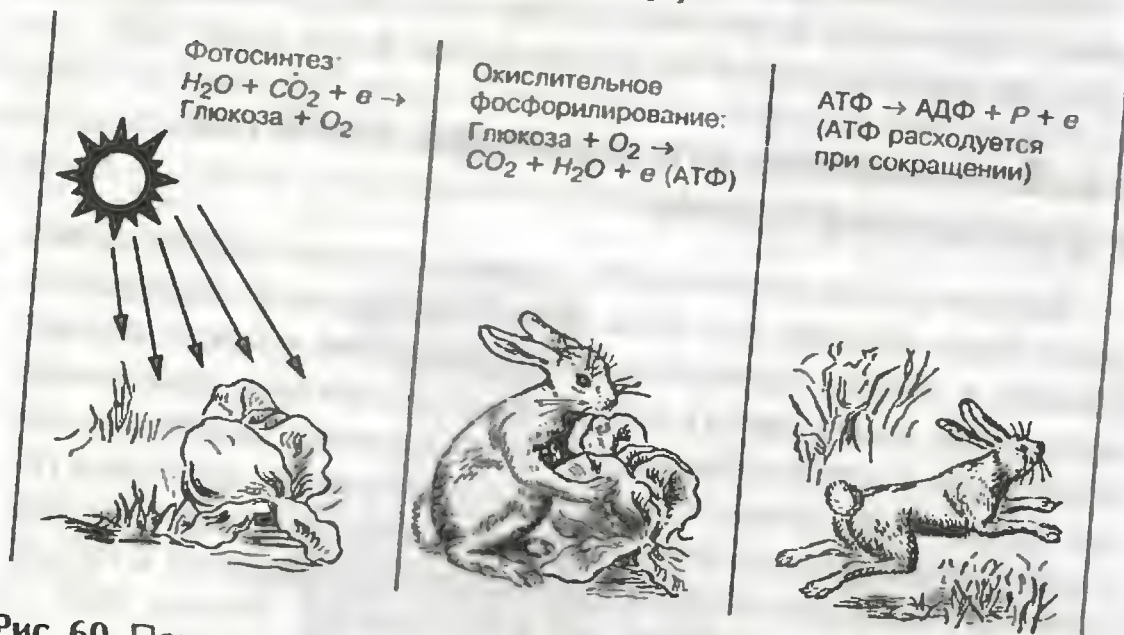


Рис. 60. Потоки энергии, идущие от Солнца через зеленые растения к животным [1]

Биогенез пространственно ограничен (например, в озере) и относительно однороден как по видовому составу живых существ, так и по комплексу абиотических факторов.

Постоянное поступление солнечной энергии определяет его существование в качестве целостной системы.

Ведущая активная роль в процессах взаимодействия компонентов экосистемы принадлежит живым существам, т. е. биоценозу. Функционально они здесь подразделяются на три группы — *продуцентов, консументов и редуцентов*, находящихся в тесном взаимодействии друг с другом и с неживой природой (биотопом) и объединенных пищевыми связями.

Продуценты составляют группу автотрофных организмов, которые, потребляя минеральные вещества из биотопа и энергию солнечного света, создают *первичные органические вещества*. К этой группе относятся растения и некоторые бактерии.

Консументы — гетеротрофные организмы, использующие готовые органические вещества (в виде пищи) как источник энергии и веществ, необходимых для их жизнедеятельности. К ним принадлежат почти все животные, некоторые (паразитические) грибы и бактерии, а также растения-хищники и растения-паразиты.

Редуценты — это организмы, разлагающие остатки отмирающих организмов, расщепляющие органические вещества до неорганических и возвращающие тем самым в биотоп минеральные вещества, которые были «изъяты» продуцентами. Например, таковы некоторые виды бактерий и одноклеточных грибов.

Пищевые отношения между тремя названными компонентами биогеоценоза определяют всю его «экономику»: потоки энергии и круговорот веществ. Продуценты, поглощая минеральные вещества и улавливая солнечную энергию, создают органические вещества, из которых строится их тело (солнечная энергия, таким образом, преобразуется в энергию химических связей). Консументы, поедая продуцентов и друг друга (*растительноядные, хищные, паразитические организмы*), расщепляют органические вещества пищи, используя их и высвобождающуюся энергию для построения собственного тела и обеспечения жизнедеятельности (рис. 61 и 62). Наконец, редуценты, разлагая органические вещества мертвых организмов и добывая необходимые им материалы и энергию, обеспечивают возврат неорганических веществ в биотоп.

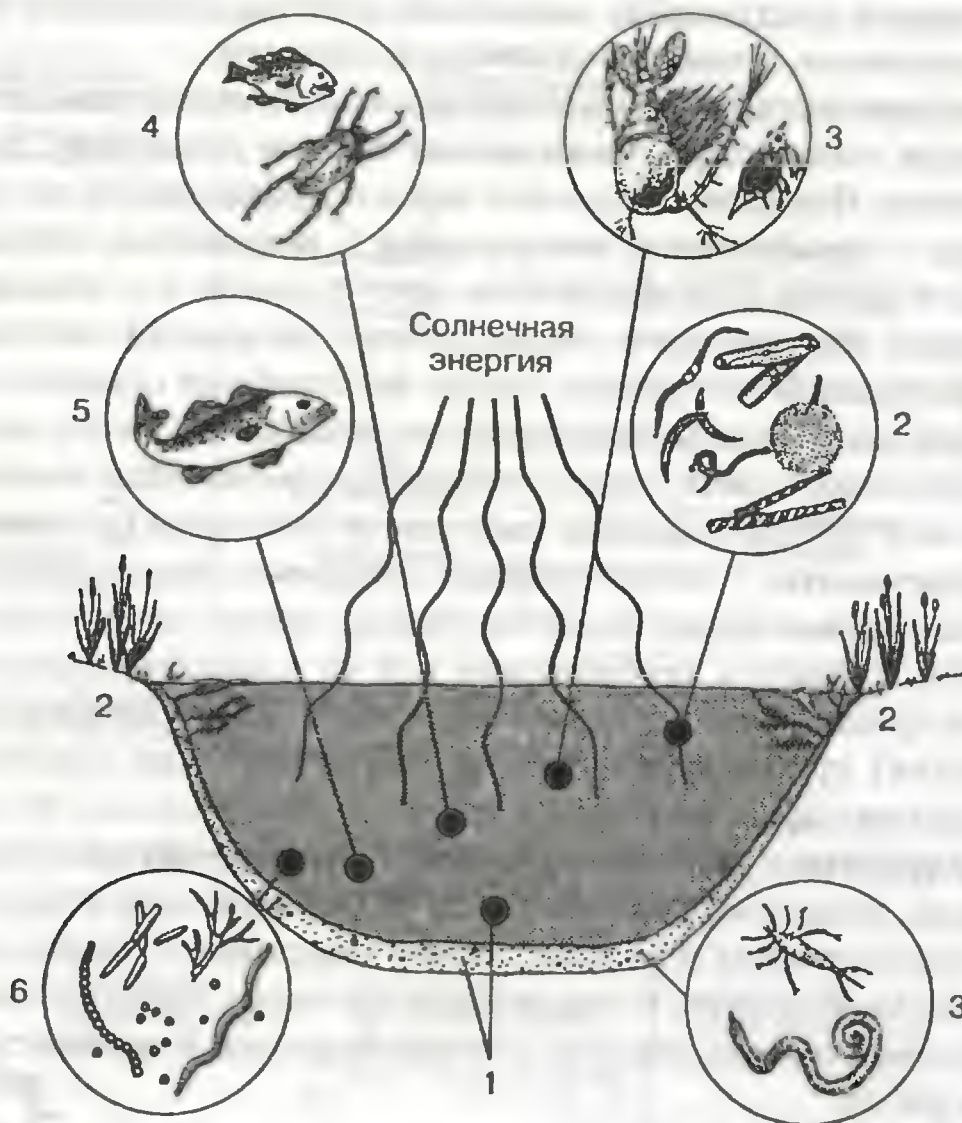


Рис. 61. Небольшой пресноводный пруд как пример экосистемы:
 1 — основные минеральные и органические соединения;
 2 — растения, имеющие корни, и фитопланктон — производители;
 3 — зоопланктон и донные формы (травоядные), первичные потребители; 4 — плотоядные, вторичные потребители;
 5 — вторичные плотоядные, третичные потребители; 6 — бактерии и грибы, разрушители [16]

Так происходит круговорот веществ в биогеоценозе (см. рис. 59), постоянство которого служит залогом длительного существования экосистемы, несмотря на ограниченный запас минеральных веществ в ней.

Взаимодействия всех организмов друг с другом и с окружающей неживой природой характеризуются динамическим равновесием. Так, в благоприятный по погодным условиям

год (большое число солнечных дней, оптимальные значения температуры и влажности) растения создают повышенный объем первичных органических веществ. Обилие пищи обуславливает массовое размножение грызунов, что вызывает увеличение численности хищников и паразитов, которые сокращают число грызунов. Последнее приводит к уменьшению численности хищников в результате гибели какой-то их части от недостатка пищи. В итоге восстанавливается исходное состояние системы.



Рис. 62. Схема пищевых связей между организмами лугового биогенеза [16]

Каждый естественный природный биогеоценоз представляет собой систему, которая сложилась в течение многих тысяч и миллионов лет. Все ее элементы «притерты» друг к другу, что обеспечивает устойчивость к изменениям окружающей среды. Однако «прочность» экологических систем не беспредельна: резкие и глубокие изменения природных условий, сокращение численности тех или иных видов организмов (например, в результате неограниченного вылова промысловых видов) могут нарушить равновесие в биогеоценозе и привести к его разрушению.

На территориях нашей планеты, используемых человеком в сельскохозяйственных целях (посевы, посадки культурных растений), складываются особые сообщества организмов — *агробιοценозы*. В отличие от естественных биогеоценозов, продуценты (растения) здесь представлены одним видом выращиваемой человеком культуры, а также некоторым количеством видов сорных растений. Растительный покров определяет видовой состав растительноядных животных (насекомых, птиц, грызунов и т. п.), способных питаться этими растениями и пребывать в условиях их культивирования. Данные условия определяют существование и других видов растений, животных, грибов и микроорганизмов.

Агробιοценоз зависит от деятельности человека (механическая обработка почвы, внесение удобрений, обработка ядохимикатами, орошение и т. д.) и характеризуется слабой устойчивостью — без вмешательства людей он разрушится очень быстро. Отчасти это вызвано тем, что культурные растения гораздо более прихотливы, чем дикорастущие, и не выдержат конкуренции с ними.

Особый интерес представляют еще одного рода антропогенные экосистемы — *городские биогеоценозы*, например парки. Так же как и для агробιοценозов, основные экологические факторы в них антропогенные. Человек определяет видовой состав растений в посадках, постоянно осуществляет их обработку и уход. В городах наиболее сильно выражены изменения внешней среды — повышение температуры (на 2–7 °C), особенности атмосферного и почвенного состава, своеобразный режим освещенности, влажности, действия ветров. Все это и формирует городские биогеоценозы.

§ 5. Экологическая сукцессия — смена биогеоценозов

Экологическая система, как и живые организмы, с течением времени меняется, т. е. проявляет способность к развитию.

Сукцессия происходит под воздействием сообщества живых организмов, вызывающих изменения в окружающей среде.

♦ **Экологическую сукцессию** можно определить как процесс последовательной и закономерной смены биогеоценозов.

Рассмотрим в качестве примера развитие и смену озерного биогеоценоза (рис. 63).

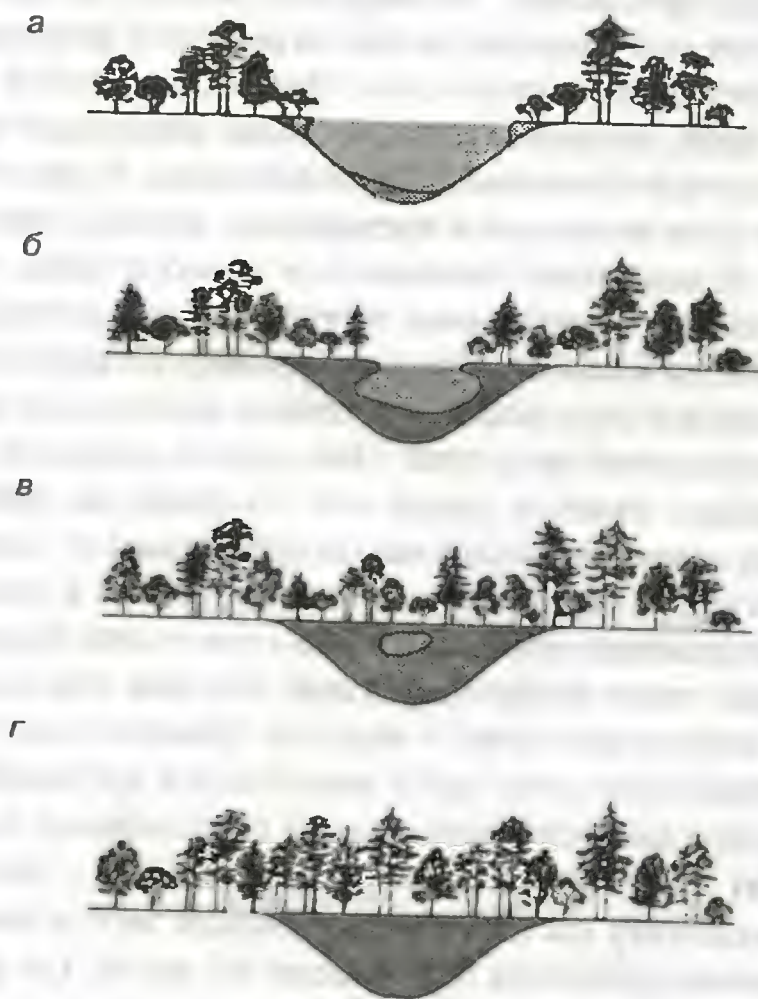


Рис. 63. Процесс исчезновения озера: а — озеро; б — по мере увеличения в озере осадочных материалов оно мелеет; в — в дальнейшем озеро превращается в болото и покрывается растительностью; г — в конце концов это место превращается в сушу. Обычно этот процесс занимает несколько тысяч лет даже для мелководных озер [1]

По мере его существования за счет отмирающих организмов, экскрементов животных на дне образуются отложения. С течением времени их слой нарастает и пропорционально

уменьшается объем воды. Озеро постепенно мелеет, в нем усиливаются гнилостные процессы, изменяется химический состав, а соответственно, меняется и видовой состав живых организмов (например, исчезают те из них, которым нужно высокое содержание кислорода в воде). Наконец, объем свободной воды сокращается до минимума. Теперь это уже биогеоценоз болотного типа, где преобладают сфагновые мхи и другие виды организмов. По мере того как субстанция уплотняется за счет отмирающих мхов, начинается формирование на поверхности почвенного слоя. Здесь поселяются различные виды трав, соответствующие виды животных и постепенно образуется биогеоценоз лугового типа. С увеличением почвенного слоя появляются кустарники, деревья, новые виды животных. И возникает биогеоценоз лесного типа.

При освоении организмами территорий, на которых ранее не существовало живых существ (например, островов в океане, образовавшихся в результате подводного извержения вулкана), говорят о *первичной сукцессии*. Она длится довольно долго — на протяжении сотен и тысяч лет. Сначала на голой скале поселяются самые неприхотливые организмы — лишайники и мхи. Благодаря их отмиранию (из поколения в поколение), а также разрушению поверхностного слоя скалы формируется (еще тонкий пока) почвенный слой. На нем уже могут произрастать другие растения — высшие травянистые. С увеличением почвенного слоя здесь появляются кустарники и деревья, различные беспозвоночные и позвоночные животные. Происходит образование лесного биогеоценоза — более сложной (по видовому составу) и устойчивой экосистемы.

Вторичная сукцессия происходит на месте, где ранее уже существовал биогеоценоз, но был уничтожен в результате какой-либо катастрофы (лесной пожар, извержение вулкана). Она протекает гораздо быстрее, чем первичная. Для этого процесса бывает достаточно нескольких десятков лет. Примером вторичной сукцессии может служить восстановление таежного биогеоценоза после пожара. На месте пожарища так сильно изменены условия (например, минеральный состав почв), что первые годы здесь способны произрастать лишь определенные виды трав (вейник, иван-чай). Впоследствии появляются многочисленные кустарники и в конце концов

древесные формы — лиственные (светлюбивые), а затем и хвойные (еловые, пихтовые), нуждающиеся в тени для нормального развития их подроста. Таким образом, в ходе вторичной экологической сукцессии происходит восстановление на месте пожара исходного, таежного биогеоценоза.

Глава 12. Биосфера и человек

§ 1. Биосфера, ее структура и границы

Крупнейшим обобщением в комплексе наук о Земле (геология, география, геохимия, биология) стало учение о биосфере, созданное русским ученым В. И. Вернадским. Начав свою научную деятельность (как геолог) с изучения осадочных пород земной коры, В. И. Вернадский выявил огромную роль живых организмов в сложных геохимических процессах нашей планеты. В 1926 г. вышла его книга «Биосфера». В этом произведении глубоко анализируются сложные взаимоотношения живых организмов и неживой природы Земли. Его работа несколько опередила время. Лишь во второй половине XX в., на фоне обострения экологических проблем, его учение о биосфере получило широкое распространение.

Важным элементом учения В. И. Вернадского о биосфере является идея тесной зависимости биосферы от деятельности человека и сохранности ее в результате разумного отношения человека к природе. Ученый писал:

Человечество, взятое в целом, становится мощной геологической силой. Перед ним, перед его мыслью и трудом становится вопрос о перестройке биосферы в интересах свободно мыслящего человечества как единого целого. Это новое состояние биосферы, к которому мы, не замечая этого, приближаемся, и есть ноосфера.¹

В настоящее время учение о биосфере представляет собой важнейшую часть экологии, непосредственно связанную с проблемами регулирования взаимодействия человека и природы.

Впервые термин «биосфера» был употреблен Ж. Б. Ламарком в начале XIX в. Позднее он был упомянут в работе австрийского геолога Э. Зюсса в 1875 г. Однако это понятие не было детально разработано названными учеными, а использовано вскользь для обозначения области жизни на Земле. Лишь в работах В. И. Вернадского оно анализируется детально и тщательно и под ним понимается «оболочка жизни» на нашей планете.

¹ Ноосфера — сфера разума.

♦ **Биосферой** называют совокупность всех живых организмов нашей планеты и те области геологических оболочек Земли, которые заселены живыми существами и подвергались в течение геологической истории их воздействию.

Границы биосферы. Живые организмы неравномерно распространены в геологических оболочках Земли: *литосфере, гидросфере и атмосфере* (рис. 64). Поэтому биосфера сейчас включает верхнюю часть литосферы, всю гидросферу и нижнюю часть атмосферы.

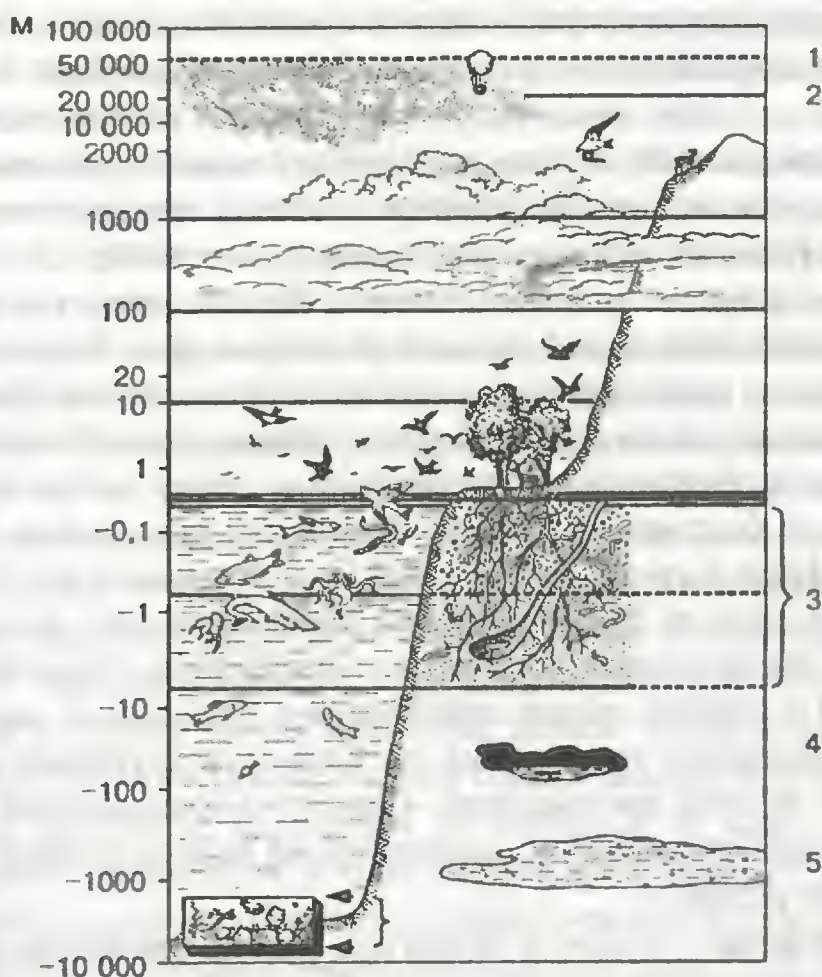


Рис. 64. Область распространения организмов в биосфере:

1 — уровень озонового слоя, задерживающего жесткое ультрафиолетовое излучение; 2 — граница снегов; 3 — почва; 4 — животные, обитающие в пещерах; 5 — бактерии в нефтяных скважинах [1]

Литосфера — верхняя твердая оболочка Земли. Ее толщина колеблется в пределах 50–200 км. Распространение жизни

поднимаются на 3–5 км над поверхностью Земли, высматривая свою добычу. Наконец, восходящими воздушными потоками пассивно заносятся на десятки километров вверх бактерии, споры растений, грибов, семена. Однако все перечисленные летающие организмы или занесенные бактерии лишь временно находятся в атмосфере. Нет организмов, постоянно живущих в воздухе.

Верхней границей биосферы принято считать озоновый слой, располагающийся на высоте от 30 до 50 км над поверхностью Земли. Он защищает все живое на нашей планете от мощного ультрафиолетового солнечного излучения, в значительной мере поглощая эти лучи. Выше озонового слоя существование жизни невозможно.

Таким образом, основная часть видов живых организмов сосредоточена на границах атмосферы и литосферы, атмосферы и гидросферы, образуя относительно «тонкую пленку жизни» на поверхности нашей планеты.

Строение и функционирование биосферы. Биосфера — это *глобальная экологическая система*, состоящая из множества экосистем более низкого ранга, биогеоценозов, взаимодействием которых друг с другом и обусловлена ее целостность. Действительно, биогеоценозы существуют не изолированно — между ними существуют непосредственные связи и отношения. Например, в водные биогеоценозы ветром, дождями, талыми водами выносятся из наземных экосистем минеральные и органические вещества. Может происходить перемещение организмов из одного биогеоценоза в другой (например, сезонные миграции животных). И наконец, всех объединяет атмосфера Земли, служащая общим резервуаром для живых существ. В нее поступают кислород (выделяемый растениями в процессе фотосинтеза) и углекислый газ (образуемый в процессе дыхания аэробных организмов). Из атмосферы же растения всех экосистем черпают углекислый газ, необходимый им в процессе фотосинтеза, а все дышащие организмы получают кислород.

Существование биосферы базируется на непрерывно осуществляющемся круговороте веществ, энергетической основой которого является солнечный свет (рис. 65).

§ 2. Биогенный круговорот веществ. Функции живого вещества

Мы уже рассказали о процессах, обеспечивающих существование отдельного биогеоценоза, о роли разных групп живых организмов в круговороте веществ и потоках энергии. Все эти закономерности имеют силу и в отношении глобальной экосистемы — биосферы. Совокупная масса продуцентов, используя минеральные вещества литосферы, гидросферы, атмосферы, а также энергию солнечного света, создает первичное органическое вещество. За счет этого существуют консументы. А редуценты, расщепляя органические вещества отмерших организмов, экскременты животных до минеральных веществ, возвращают их в биосферу.

Геологическая (планетарная) роль живых организмов. Главное содержание учения В. И. Вернадского заключается в обобщениях о роли живых организмов в преобразовании земной коры и создании биосферы, о «живом веществе» (совокупности всех видов организмов биосферы) как мощной геологической силе. Биосфера, по В. И. Вернадскому, не только область распространения жизни, но и создана живыми организмами, совокупность которых участвует во всех происходящих в ней процессах. Для обозначения такой совокупности В. И. Вернадский и ввел понятие «*живого вещества*». Ученый показал, что оно определяет все основные химические закономерности в биосфере, ее особую структуру и организованность, и выделил четыре функции «живого вещества» биосферы: *газовую, окислительно-восстановительную, концентрационную и почвообразовательную*. В результате обмена веществ организмов (фотосинтез, дыхание, брожение и др.) регулируется и поддерживается химический состав атмосферы. Биогенное (т. е. связанное с жизнедеятельностью организмов) образование газов атмосферы — кислорода и азота, доказанное еще В. И. Вернадским, дополнено представлениями об аналогичном происхождении водорода (50 %), аммиака, метана и других газов. Создав миллионы лет назад содержащую свободный кислород атмосферу Земли, организмы обусловили и формирование озонового слоя, который защищает

все живое от губительного ультрафиолетового излучения (ультрафиолет, в частности, вызывает различные мутации, а также развитие злокачественных опухолей). Все сказанное раскрывает смысл понятия *газовая функция живого вещества*.

Увеличение концентрации кислорода в атмосфере повлияло на скорость и интенсивность *окислительно-восстановительных реакций* в литосфере и гидросфере и тем самым усилило круговорот веществ в биосфере.

Способность организмов *концентрировать* (накапливать в больших количествах) *в своих телах, скелетах химические элементы*, рассеянные в окружающей среде, обуславливает участие живых организмов в образовании осадочных пород. Все залежи мела, известняка, кремния, торфа, угля, нефти имеют биогенное происхождение (за счет отложения на дне морей и океанов раковин умирающих моллюсков формировались пласты известняков, а разложения растительных и животных остатков на суше привели к образованию залежей торфа, угля, нефти).

Наконец, живые организмы определяют процесс *почвообразования*. Почва — верхний слой литосферы, обладающий свойством плодородия (т. е. способностью удовлетворять потребности растений в питательных веществах, влаге, воздухе и т. д.). Она образуется из продуктов разрушения поверхностных слоев литосферы под действием физических факторов (температуры, действия ветра и т. п.), а также живых организмов. За счет разложения умирающих организмов образуется особое органическое вещество почвы — *перегной* (гумус). Почва населена огромным количеством микроорганизмов и беспозвоночных животных, активно участвующих в процессе ее образования (гилозные бактерии, грибы, дождевые черви и т. д.).

§ 3. Эволюция биосферы

Особое место в трудах В. И. Вернадского занимает концепция эволюции биосферы. Основная идея заключается в том, что биосфера формировалась под воздействием живых организмов. Начиная же с момента возникновения жизни происходит постоянный процесс эволюции живых существ: во-

зникают многочисленные новые виды, осуществляется смена видов на нашей планете. Естественно, изменения затрагивают и саму биосферу.

На начальных этапах развития существовали гетеротрофные анаэробные организмы, существующие в Мировом океане за счет органических веществ, возникших в результате сложных химических процессов. Затем (по мере уменьшения запасов органических веществ) появляются автотрофные организмы, способные сами создавать органические вещества, используя энергию солнечного света. В результате их жизнедеятельности (фотосинтеза) в атмосферу стал выделяться кислород. Это стало предпосылкой появления аэробных организмов. Усложнение живого, увеличение его разнообразия приводили к изменению биосферы. Следовательно, эволюция биосферы сопряжена с эволюцией форм жизни на нашей планете.

В. И. Вернадский выделял три этапа развития биосферы:

1. *Первый этап* — возникновение жизни и первичной биосферы. Ведущие факторы здесь — геохимические и климатические изменения на Земле.
2. *Второй этап* — усложнение структуры биосферы в результате появления многочисленных и разнообразных эукариотных организмов — как одноклеточных, так и многоклеточных. Движущим фактором выступает биологическая эволюция.
3. *Третий этап* — возникновение человека, человеческого общества и постепенное превращение биосферы в ноосферу.

§ 4. Взаимоотношения человека и биосферы. Учение В. И. Вернадского о ноосфере

Место человека в биосфере отличается существенной спецификой, обусловленной самой природой человека. Его существование, как и всех других гетеротрофных организмов, зависит от наличия органической пищи, воздуха, воды и т. д. В то же время он обладает особенностями, выделяющими его, — способностями к труду, творческой деятельности, социальным отношениям.

На ранних этапах существования человека его деятельность не нарушала равновесия в биосфере. Потребляемые ресурсы природы и продукты человеческой жизнедеятельности циркулировали в общем круговороте веществ, так же как и других видов живых существ. Со временем же, по мере увеличения численности людей и развития цивилизации, интенсивность использования нашим обществом природных ресурсов стала резко возрастать. Человек становится мощным экологическим фактором, нарушающим равновесие в биосфере.

Воздействие его на окружающую природу достигло к настоящему времени планетарных масштабов. В результате деятельности человека происходят изменения климата, ландшафтов, атмосферы, видового и численного состава живых организмов. Повсеместное уничтожение лесов приводит к снижению выделения кислорода и утилизации углекислого газа, нарушению водного режима, эрозии почв, изменению климата. Сжигая органическое топливо (уголь, торф, древесину, нефтепродукты), люди снижают содержание кислорода в атмосфере. Так, например, при пробеге автомобилем 100 км пути расходуется годовая норма кислорода, необходимая для дыхания одного человека.

За последние десятилетия отмечаются повышение содержания углекислого газа в атмосфере, накопление промышленной пыли. Это ведет к возникновению *парникового эффекта* — нарушению рассеивания тепла с поверхности Земли в космос, что оборачивается постепенным потеплением климата на планете. По некоторым данным, за последние 30 лет средняя температура приземной атмосферы повысилась на 1 °С. Если тенденция загрязнения атмосферы сохранится, то через 50 лет температура увеличится еще на 2–3 °С, что чревато таянием «полярных шапок» и катастрофическим повышением вследствие этого уровня Мирового океана (примерно на 50–60 м). При этом огромные пространства суши окажутся затопленными.

В атмосферу ежегодно выбрасываются миллионы тонн загрязняющих биосферу веществ. Особую опасность представляет сернистый газ, который, соединяясь с парами воды, образует сернистую кислоту и служит причиной выпадения *кислотных дождей*.

Повсеместно на нашей планете отмечается ухудшение состояния водных систем в результате ирригационных и мелиоративных мероприятий. Истощаются подземные воды, происходит массовая гибель малых рек, сокращается водосток крупных, высыхают обширные водоемы (например, Арал).

Промышленные и бытовые стоки, загрязняющие гидросферу ядовитыми веществами, радиоактивными отходами и т. п., составляют 700 км³ в год (примерно 3 % всего планетарного объема воды). Тяжелый ущерб природным водным системам наносит «тепловое загрязнение» — сброс горячих промышленных вод.

Значительно наше воздействие и на литосферу. Распахивание земель для сельскохозяйственных нужд (а сегодня около 30 % суши занято угодьями) приводит к эрозии почв, их засаливанию, поднятию грунтовых вод. Наконец, человек непосредственно уничтожает отдельные виды растений и животных. Так, были истреблены тур, морская корова, эиорнис, дропт и многие другие. Немало видов животных, которые находятся на грани исчезновения, — зубры, куланы, белые медведи, синие киты, многие виды промысловых рыб.

Рассматривая переход биосферы в *ноосферу* («сферу разума»), В. И. Вернадский предполагал плановое, научнообоснованное использование природных ресурсов, предусматривающее «разумное» сочетание потребностей человеческого общества и нормального функционирования биосферы. До настоящего времени человечество явно недостаточно уделяло внимания проблемам охраны биосферы и рационального природопользования. Однако в последней четверти XX в. проблемы окружающей среды, регулирование взаимоотношений с природой становятся делом каждого. Общество вплотную приблизилось к возможности глобальной экологической катастрофы. Угроза собственному существованию заставляет человечество безотлагательно решать эти проблемы.

Ныне существуют многочисленные правительственные и общественные организации, научные коллективы, производящие оценку состояния биосферы, разработку программ и научно-технических проектов по устранению ущерба, нанесенного природе, проведению природоохранных мероприятий. В промышленности, сельском хозяйстве, на транспорте,

в коммунальной сфере разрабатываются и внедряются новые технологии, направленные на снижение негативного влияния человека на биосферу. В политике проблемы экологии также занимают одно из ведущих мест. Заключаются многочисленные межгосударственные договоры и соглашения по поводу совместных действий в области охраны природы и рационального ее использования. Все эти процессы подтверждают идею В. И. Вернадского о превращении биосферы в ноосферу и дают основание человечеству с оптимизмом смотреть в будущее.

Глава 13. Происхождение жизни и эволюция ее форм

§ 1. История развития представлений о происхождении жизни на Земле

Вопрос о возникновении и развитии жизни на нашей планете — один из важнейших в биологии. Два подхода к ответу на него были сформулированы еще в древности. Многие античные авторы связывали возникновение жизни с божественным, творческим актом. Такая точка зрения находится вне сферы науки и нами обсуждаться не будет. Философы-материалисты рассматривали происхождение жизни как естественный процесс в развитии материи. Остановимся на трех наиболее распространенных гипотезах, в той или иной степени актуальных и сегодня.

Гипотеза самопроизвольного зарождения жизни. Она предполагает, что живые существа появлялись и продолжают возникать *многократно (постоянно) из неживой материи*. Таких взглядов придерживался, например, Аристотель (IV в. до н. э.). Согласно его представлениям, живые организмы могут образовываться не только в результате размножения, но и из неживого вещества (тины, слизи) под действием тепла и влаги. Гипотеза оказалась весьма живучей и просуществовала до конца XIX в. Ученые разных эпох дополняли ее новыми «наблюдениями», «фактами». Так, в трактатах XVI–XVII вв. фигурировали «рецепты» создания «мясных червей» в куске разлагающегося мяса или мышей в горшке, предварительно наполненном тряпьем и преющим зерном. Через две-три недели в нем «экспериментатор» мог обнаружить целый выводок мышей.

С критикой этих представлений выступил в 1688 г. итальянский врач Франческо Реди.

Им был проделан наглядный и убедительный опыт, подрывающий авторитет данной гипотезы (рис. 66). Ф. Реди взял несколько сосудов, поместил туда по мертвой змее, а затем половину сосудов закрыл кисеей (тканью, редкой, как марля),

оставив другие открытыми. Наблюдая, он видел, что в открытые сосуды залетали мухи и долго ползали по трупу змеи. После этого Ф. Реди обнаружил отложенные мухами яички, а затем заметил появление из яиц личинок («мясных червей»), которые на его глазах превращались во взрослых насекомых. На основании подобных и иных своих исследований Ф. Реди сформулировал закон, суть которого выразил в лаконичной форме: «все живое от живого», т. е. новые организмы появляются в процессе размножения родительских.

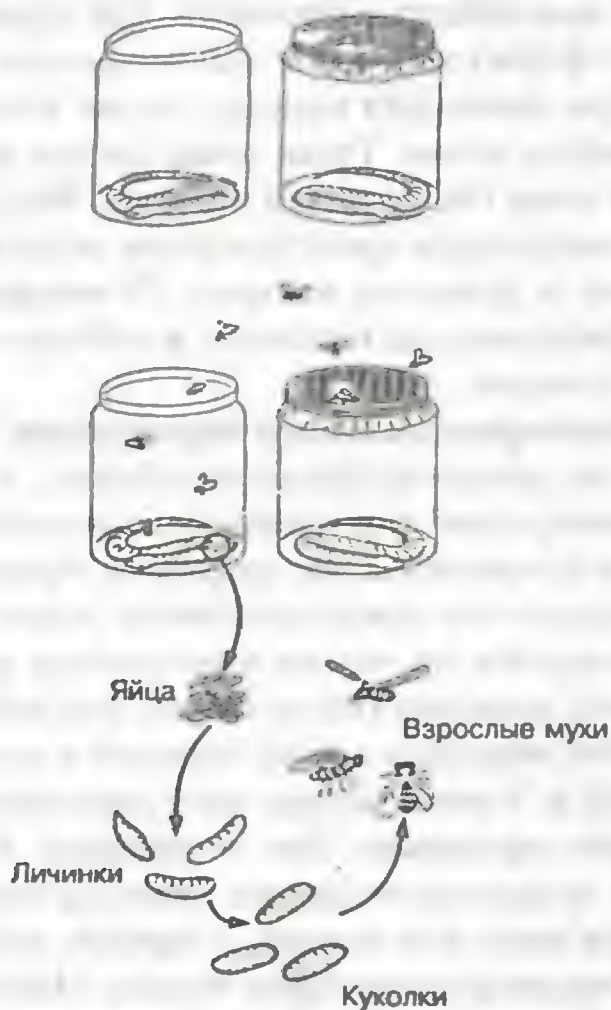


Рис. 66. Опыт Франческо Реди (1668 г.). Некоторые из банок, в которых лежали мертвые змеи, были накрыты кисеей, тогда как другие оставались открытыми. Личинки мух появились только в открытых банках; в закрытых их не было. Реди объяснил это тем, что мухи проникали в открытые банки и откладывали здесь яйца, из которых вылуплялись личинки (цикл развития мухи см. в нижней части рисунка). В закрытые банки мухи проникнуть не могли, и потому ни личинок, ни мух в этих банках не оказалось [1]

После появления его работ популярность гипотезы существенно снизилась, но ненадолго. Уже при его жизни благодаря изобретению микроскопа перед исследователями открылся новый мир живых существ — микроорганизмов. Кажущаяся простота, слабая изученность этих существ послужили поводом для «воскрешения» идеи самозарождения. Многие исследователи того времени сообщали научному миру о том, что «наблюдал» возникновение живых микроорганизмов (в отварах трав, бульонах) «из ничего».

Более века тянулася дискуссия по этому поводу, начиная с остроумных экспериментов Лаццаро Спалланцани (1765 г.), отвергавшего идею самозарождения. Производя длительное кипячение колб с питательным отваром и запаивая их, он в течение нескольких недель выдерживал колбы в таком виде и не наблюдал появления в них каких-либо признаков жизни. Однако при обламывании горлышек у запаянных колб в них через 2–3 дня в огромном числе обнаруживались микроорганизмы. Л. Спалланцани справедливо заключил, что они развиваются из спор, в изобилии имеющих в воздухе и падающих в колбы. Его противники возражали, утверждая, что при запаивании сосудов прекращается доступ воздуха, поэтому организмы не могут «зародиться».

Окончательно гипотеза самозарождения была опровергнута лишь в 1862 г. Луи Пастером.

Он нашел простой и остроумный прием для того, чтобы разбить аргументы своих противников (рис. 67). Им была сконструирована особая колба — с тонким и длинным горлышком в виде сильно изогнутой трубки. В нее воздух мог беспрепятственно поступать, но в прокипяченном бульоне никаких микроорганизмов не развивалось, поскольку попадающие из воздуха споры задерживались в изгибе горлышка. Если же оно обламывалось, то скоро в бульоне кишели многочисленные микробы. Л. Пастер вслед за Л. Спалланцани утверждал, что развитие бактерий происходит вследствие попадания в раствор спор этих организмов. Убедительность его опытов и авторитет как основоположника микробиологии полностью «закрыли» гипотезу самозарождения. Однако ответа на вопрос, существует ли жизнь вечно или когда-то произошло ее возникновение, получено не было.

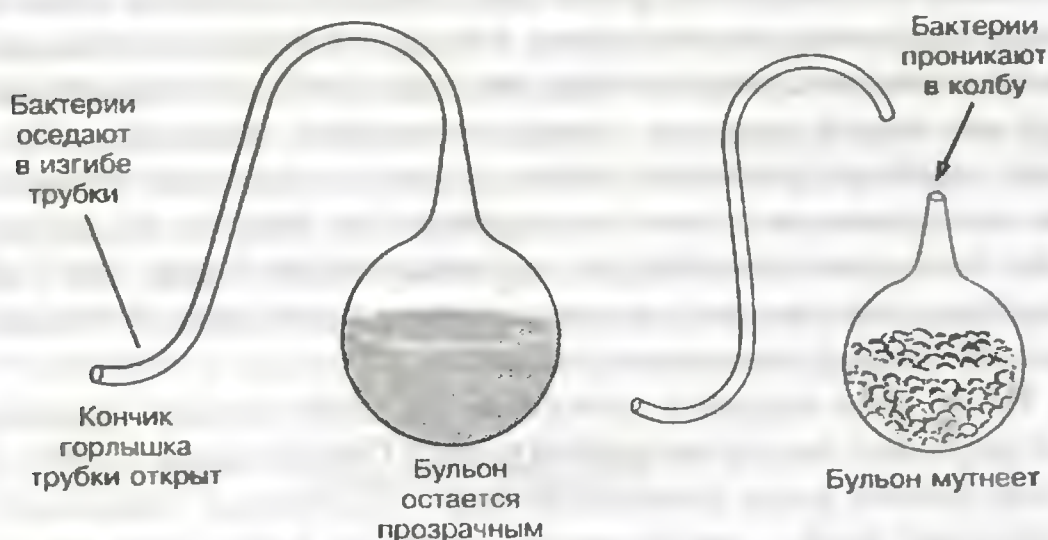


Рис. 67. Колбы с изогнутым горлышком, применявшиеся в опытах Луи Пастера. Воздух свободно входил через открытый кончик трубки, но он не мог достаточно быстро пройти по изогнутой ее части, увлекая за собой относительно тяжелые бактерии. Бактерии или другие находившиеся в воздухе клетки оседали в этой нижней изогнутой части горлышка, тогда как воздух проходил дальше и поступал в саму колбу. Проникнуть в колбу и вызвать разложение бульона бактерии могли лишь в том случае, если горлышко колбы отламывали [1]

Сам Л. Пастер прекрасно осознавал неразрывную связь неживой и живой природы. По его представлениям, жизнь возникла на нашей планете из неживой природы. Но это было однократным событием, обусловленным уникальным сочетанием условий, определивших ее зарождение. Появление же каких-либо существ на Земле постоянно, при наличии уже живущих организмов, невозможно. Во-первых, потому, что они тут же поедались бы многочисленными существами, не успев размножиться. А во-вторых, образование живого из неживого могло произойти только при очень специфических условиях на нашей планете.

Вторая гипотеза — панспермии — была высказана шведским физиком-химиком С. Аррениусом в 1908 г. (сходных взглядов придерживался и В. И. Вернадский). Ее сущность заключается в том, что жизнь существует во Вселенной вечно. На Землю «семена» живого были занесены из космоса с метеоритами и космической пылью.

Эта гипотеза опирается на данные, свидетельствующие о высокой устойчивости некоторых земных бактерий к высоким и низким температурам, безвоздушной среде, радиации

и т. д. Однако до сих пор нет достоверных фактов обнаружения таких «семян» жизни в материале метеоритов, упавших на поверхность Земли.

§ 2. Современная гипотеза (Опарина—Холдейна) о происхождении жизни на Земле

Наиболее полно разработанной, аргументированной и имеющей широкое признание следует признать гипотезу происхождения жизни путем *биохимической эволюции*, или «*гипотеза Опарина—Холдейна*».

А. И. Опарин, русский биохимик, академик, еще в 1924 г. опубликовал свою первую книгу по данной проблеме. Дж. Холдейн, английский генетик и биохимик, с 1929 г. развивал идеи, созвучные представлениям А. И. Опарина.

Она постулирует, что жизнь возникла на Земле именно из неживой материи, в условиях, имевших место на планете миллиарды лет назад. Эти условия включали наличие источников энергии, определенного температурного режима, воды и других неорганических веществ — предшественников органических соединений. Атмосфера тогда была бескислородной (источником кислорода в настоящее время являются растения, а тогда их не было).

В рамках данной теории можно выделить пять основных этапов на пути к возникновению жизни, которые приведены в табл. 9.

Таблица 9

Этапы развития жизни на Земле по гипотезе Опарина—Холдейна

Временной период	Этапы возникновения жизни	События, происходящие на Земле
От 6,5 до 3,5 млрд лет тому назад	1	Образование первичной атмосферы, содержащей метан, аммиак, углекислый газ, водород, окись углерода и пары воды

Продолжение таблицы 9

Временной период	Этапы возникновения жизни	События, происходящие на Земле
	2	Охлаждение планеты (ниже температуры $+100^{\circ}\text{C}$ на ее поверхности); конденсация паров воды; образование первичного океана; растворение в его воде газов и минеральных веществ; мощные грозы Синтез простых органических соединений — аминокислот, сахаров, азотистых оснований — в результате действия мощных электрических разрядов (молний) и ультрафиолетовой радиации
	3	Образование простейших белков, нуклеиновых кислот, полисахаридов, жиров; коацерватов
От 3,5 до 3 млрд лет тому назад	4	Образование протобионтов, способных к самовоспроизведению и регулируемому обмену веществ, в результате возникновения мембран с избирательной проницаемостью и взаимодействий нуклеиновых кислот и белков
3 млрд лет тому назад	5	Возникновение организмов, имеющих клеточное строение (первичных прокариот-бактерий)

Идеи о формировании и составе первичной атмосферы Земли базируются на объективных данных разных наук, на изучении газовых оболочек других планет Солнечной системы. Весьма убедительные доказательства возможности осуществления 2-го и 3-го этапов развития жизни получены в результате многочисленных экспериментов по искусственному синтезу биологических мономеров. Так, впервые в 1953 г. С. Миллер (США) создал достаточно простую установку, на которой ему удалось из смеси газов и паров воды под дейст-

нием ультрафиолетового облучения и электрических разрядов синтезировать ряд аминокислот и других органических соединений (рис. 68).

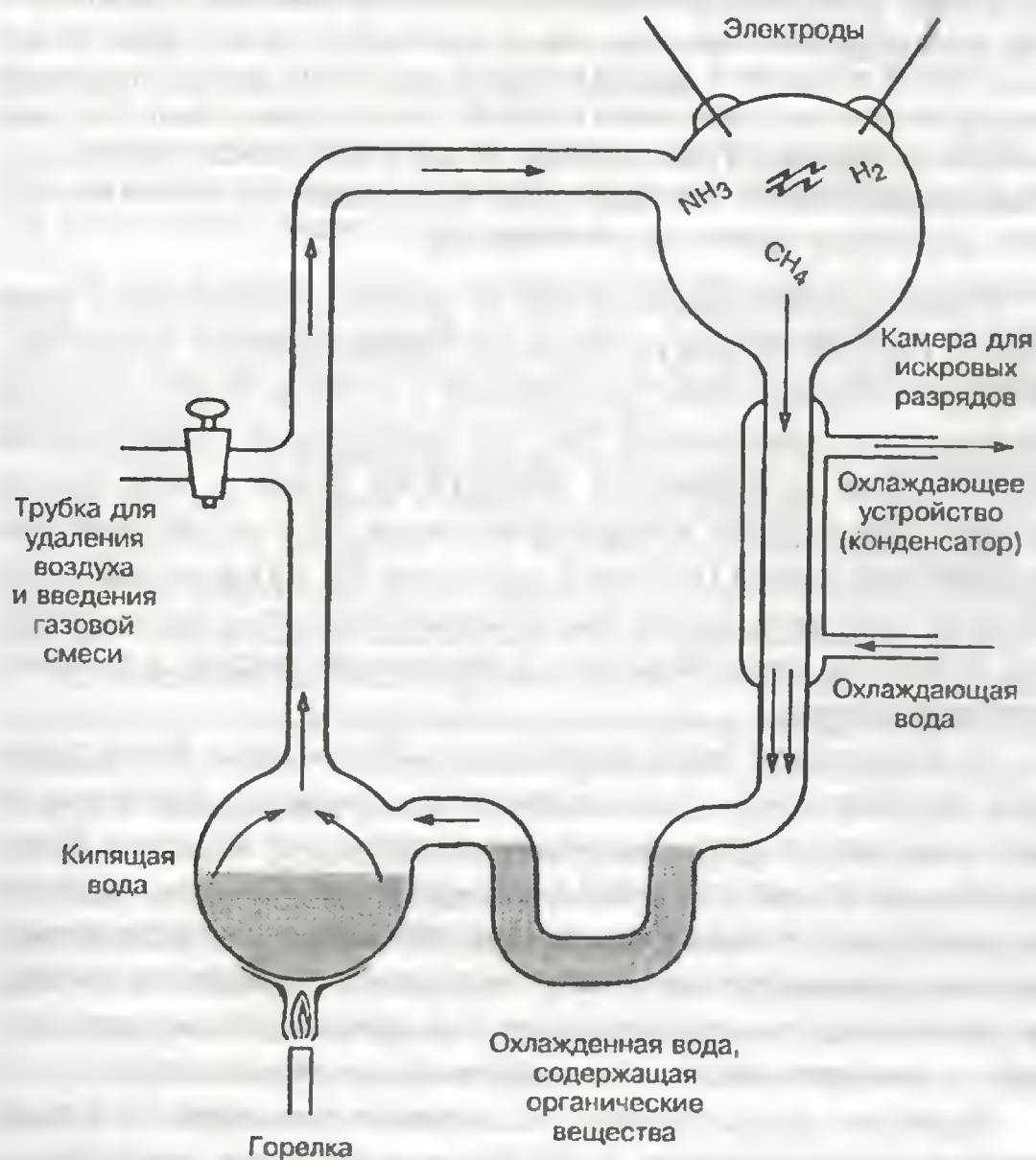


Рис. 68. Установка Стэнли Миллера, в которой он синтезировал аминокислоты из газов, создав условия, предположительно существовавшие в атмосфере первобытной Земли. Газы и водяные пары, циркулировавшие в установке под высоким давлением, подвергали в течение недели воздействию высокого напряжения. После этого вещества, собранные в «ловушке», исследовали методом хроматографии на бумаге. В общей сложности было выделено 15 аминокислот, в том числе глицин, аланин и аспарагиновая кислота [1]

В опыте С. Миллера в его установке были воспроизведены условия, существовавшие на Земле в предполагаемое время. В приборе присутствовала смесь газов: водорода, аммиака, метана и пары воды. В одну из камер были введены электроды для получения разрядов, имитировавших молнии, как возможный источник энергии для химических реакций. В другой камере была налита вода, и эта камера подогревалась (для насыщения газовой смеси парами воды). Еще одна камера подвергалась охлаждению, и здесь вода конденсировалась («дождевые осадки»). Уже через неделю в конденсате и были обнаружены различные органические вещества.

В последующие десятилетия во многих лабораториях мира был осуществлен искусственный синтез разных аминокислот, нуклеотидов, простых сахаров, а затем и более сложных органических соединений. Все это подтверждает возможность образования органических веществ на Земле в отдаленные времена без участия живых организмов. При отсутствии свободного кислорода (который разрушал бы их) и живых организмов (которые могли бы использовать их в виде пищи) эти вещества накапливались в первичном океане в высоких концентрациях.

На следующем этапе происходило образование более сложных соединений — белковоподобных веществ (цепочки из аминокислот) и коротких полинуклеотидных молекул. Вероятность этого многократно подтверждена: сегодня подобное получают экспериментально. При достижении определенной концентрации органических веществ в первичном океане могли возникать сложные агрегаты разнообразных соединений — *коацерваты*, мелкие шаровидные образования.

Изучение искусственно создаваемых коацерватов (очень широко исследованных А. И. Опариным и его сотрудниками) показало, что они проявляют некоторые свойства живых систем. Имея уплотненный наружный слой, некое подобие клеточной мембраны, коацерваты способны избирательно поглощать разные вещества из окружающей среды, которые участвуют в химических реакциях внутри коацерватных капель, а часть продуктов этих реакций выделяется обратно в среду. Накапливая вещества, коацерваты «растут» и, увеличившись в размерах, могут распадаться на несколько частей — «размножаться».

Коацерваты, различные по своему составу, характеризуются разной степенью устойчивости. Более устойчивые сохраняются, прочие исчезают, разрушаются.

Эти наблюдения дали основание А. И. Опарину предположить возможность действия *естественного отбора* (см. ниже) уже на этой стадии становления живого.

Тем не менее коацерваты при всей сложности их организации не могут считаться живыми существами прежде всего потому, что у них нет стабильного самовоспроизведения.

На следующем этапе в коацерватах образовались взаимосвязи нуклеиновых кислот и белков. Синтез белков определенного состава стал осуществляться на основе информации, заключенной в нуклеиновых кислотах.

Возникает способность нуклеиновых кислот к *самовоспроизведению* при участии специфических белков — ферментов. То есть можно говорить уже о появлении *протобионтов* — первичных форм жизни, не имеющих еще клеточной организации, но способных к самовоспроизведению и обмену веществ.

Дальнейшее развитие протобионтов, усложнение их организации привели к появлению организмов, обладающих клеточным строением, — *первичных прокариот*, бактерий. С этого момента начинается биологическая эволюция. По-видимому, первоначально существовали гетеротрофные организмы (поскольку в первичном океане содержалось много различных органических веществ). По мере увеличения их числа происходило уменьшение пищевых ресурсов и между ними возрастала конкуренция. Это привело к появлению автотрофов — организмов, синтезирующих необходимые им органические вещества из неорганических.

Вначале появились организмы, которые использовали энергию, полученную в результате окисления минеральных веществ. Этот процесс известен как *хемосинтез*, а организмы получили название *хемосинтетиков*. Затем, в ходе последующих эволюционных преобразований, возникли автотрофные организмы, использующие энергию солнечного света, — это фотосинтезирующие организмы (*фотосинтетики*). Дальнейшая биологическая эволюция обусловила формирование того многообразного мира живой природы, который мы и видим сегодня.

Разнообразие видов как результат биологической эволюции. Эволюционное учение (теория эволюции) — биологическая дисциплина, исследующая причины и движущие силы, закономерности и механизмы развития живых организмов.

♦ Под **биологической эволюцией** понимают необратимый и закономерный процесс исторического развития живого от простого к более сложному начиная с момента возникновения первых живых организмов на Земле.

В ходе эволюции одни виды сменялись другими, происходило усложнение и повышение организации живых организмов, увеличивалось их разнообразие, появился человек.

Велико мировоззренческое значение эволюционного учения: оно *утверждает идею единства происхождения всего живого, объясняет причины многообразия видов, обитающих на Земле, целесообразность организации живых существ (т. е. соответствие строения и функционирования всех их систем и органов условиям существования), одновременное наличие в природе и простых, и высокоорганизованных организмов.*

Эволюционное учение служит теоретической основой современной биологии, объединяя, обобщая результаты, полученные многочисленными частными биологическими науками.

Очевидно его значение и для человека при решении проблем взаимодействия с биосферой.

Накопец, знание законов и механизмов эволюции — база для развития селекции — науки, разрабатывающей методы создания и улучшения сортов культурных растений и пород домашних животных.

История развития представлений о естественном происхождении жизни и эволюции организмов может быть подразделена на три этапа: додарвиновский, дарвиновский и последарвиновский (современный).

§ 3. Додарвиновский период в истории развития теории эволюции

Идеи об изменяемости живых организмов высказывались еще античными авторами (Эмпедокл, Гераклит, Аристотель, Лукреций и др.). Однако эти представления были подчас

умозрительны, нередко дополняясь деталями очевидной фантазии. Они входили в общефилософскую концепцию изменчивости всего сущего («Все течет, и все меняется»).

Начиная с эпохи Возрождения (XIV—XVI вв.) происходит интенсивное накопление огромного фактического материала по изучению растений и животных. Существенно расширяются познания о многообразии видов. В биологических исследованиях все больше применяются сравнительный и экспериментальные методы, изобретается микроскоп.

На основании глубокого изучения разных видов организмов становится очевидным, что они весьма различаются по сложности своего строения. Это обусловило переосмысление принципа *градации* (впервые сформулированного еще Аристотелем), т. е. классификации организмов по степени сложности их организации, что воплощалось в построении «лестниц существ». Так, Ш. Бонне в середине XVIII в. предложил свой вариант «лестницы», на ступенях которой последовательно расположились растения, насекомые, черви, рыбы, птицы, млекопитающие, обезьяны и человек (рис. 69).

Однако Ш. Бонне, как и многие другие авторы (и К. Линней в том числе), не связывал свою конструкцию с идеей развития природы.

В конце XVIII в. в биологии получает распространение *трансформизм* — идея об изменении и превращении форм организмов, происхождении одних видов от других (Ж. Бюффон, Э. Ж. Сент-Илер, К. Ф. Рулье и др.). Хотя ее сторонники и не создали цельного учения об историческом процессе развития живой природы, их работы подготовили новый этап в развитии эволюционного учения — зарождение первых эволюционных гипотез. Особое место среди них занимает теория Ж. Б. Ламарка (1809 г.), в которой делается попытка объяснить причины и движущие силы эволюционного процесса.

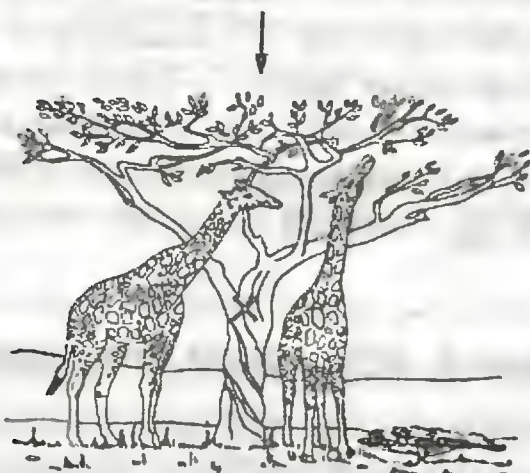
Вскрывая механизмы эволюции, Ж. Б. Ламарк утверждал, что всем живым существам свойственна *изменчивость*, проявляющаяся в результате действия факторов внешней среды. При этом ученый выдвигал на первый план способность приобретать новые признаки в результате «употребления или неупотребления органов» и наследовать их (рис. 70).



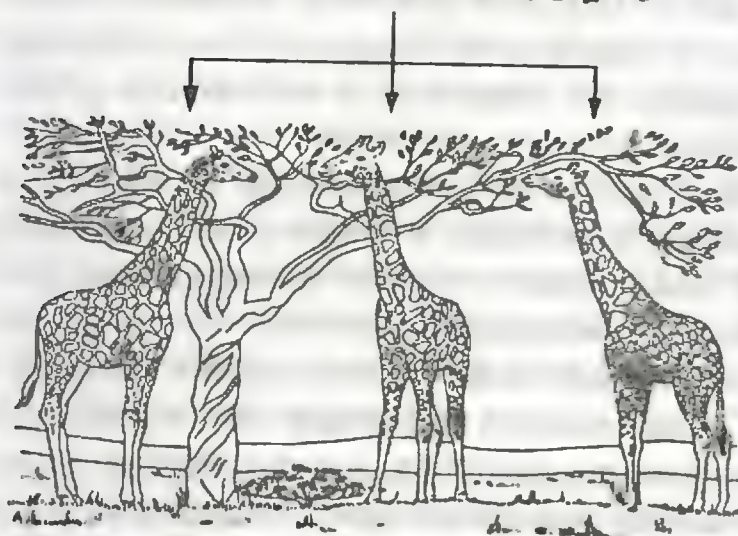
Рис. 69. Схема «лестницы существ» от растений до человека, по представлению Ш. Бонне [7]



Жирафы, обладавшие короткой шеей, старались дотянуться до листьев дерева, служивших им пищей... Для этого животным приходилось вытягивать шеи, которые...



...становились все длиннее. От таких двух жираф...



...произошли потомки, унаследовавшие длинные шеи своих родителей

Рис. 70. Эволюция длинной шеи у жирафа, с точки зрения Ж. Б. Ламарка. Он считал, что жирафы вытягивали шею, стараясь дотянуться до верхних веток деревьев, а затем передавали этот признак своим потомкам. Крестик на стволе дерева (средний рисунок) обозначает скрещивание между двумя особями [1]

Его трактовка механизмов изменчивости оказалась неверной; позднее (уже в XX в.) благодаря развитию генетики были вскрыты иные основания (см. главу 10).

В своей теории Ж. Б. Ламарк высказывает еще одно важное положение: развитие организмов в процессе эволюции имеет *прогрессивный характер* — от более простых форм к более сложным и совершенным. Однако причину этого он объяснял наличием у живых существ «внутреннего стремления к совершенствованию».

Несмотря на ошибочность объяснения механизмов эволюции, историческая роль гипотезы Ж. Б. Ламарка неоспорима. В ней содержались важные идеи — о роли среды в эволюционном процессе, изменчивости как фундаментальном свойстве живых существ и прогрессивном характере эволюции, именно поэтому Ж. Б. Ламарка по праву считают первым эволюционистом.

§ 4. Учение Ч. Дарвина, основные положения

Крупнейшим событием в науке XIX в. стало появление эволюционной теории Ч. Дарвина (1859 г.). Заслуга ученого в том, что ему удалось *определить движущие силы эволюционного процесса, вскрыть его сущность и выстроить убедительную систему доказательств эволюции.*

Обобщив огромный фактический материал (в том числе относительно домашних животных и культурных растений), Дарвин определяет *наследственность и изменчивость* (выделения при этом наследственную и ненаследственную формы изменчивости) как общие свойства всех живых существ.

Наследственная изменчивость (см. главу 10), по его мнению, имеет исключительное значение для выведения новых сортов растений и пород животных при селекции, а также в эволюции живых организмов в природе. Она обеспечивает появление у организмов принципиально новых признаков и передачу их последующим поколениям.

Основным движущим фактором (наряду с наследственностью и изменчивостью) при выведении новых сортов растений и пород домашних животных является *искусственный отбор*, осуществляемый человеком (рис. 71).



Рис. 71. Искусственный отбор: результаты селекции капусты [6]

Работая над выведением нового сорта или породы, человек сознательно *отбирает особей с полезными (для него) свойствами, осуществляет скрещивание, получает потомство и вновь производит отбор по данным признакам.* Учение об искусственном отборе имело огромное значение для формирования идеи *отбора естественного.*

Борьба за существование — это конкурирующие взаимодействия организмов и влияние факторов неживой природы. В природных системах (см. главу 11) организмов рождается больше, чем их может существовать. То есть многие гибнут на стадии яйца, зародышей или семян, молодых растений, личинок или детенышей.

Например, самка лягушки откладывает около 15 тыс. икринок в год, а способна к размножению на протяжении 5 лет. Следовательно, теоретически одна самка может произвести на свет 75 тыс. лягушек. Но, конечно, такого не происходит. Большая часть молоди поедается хищными рыбами, птицами, млекопитающими. Часть гибнет от голода, паразитов и болезней. В результате к моменту достижения половой зрелости выживают единичные особи.

Дарвин выделял три формы борьбы за существование: *внутривидовую* (конкуренция между особями одного вида),

межвидовую (взаимодействия особей разных видов) и взаимодействия организмов с неживой природой (см. главу 11).

Итогом борьбы за существование становится «естественный отбор», или выживание наиболее приспособленных. В результате накапливаются признаки, полезные для данного вида.

Естественный отбор (по Дарвину) обеспечивает «сохранение полезных индивидуальных различий или изменений и уничтожение вредных».

Таким образом, наследственная изменчивость, борьба за существование и естественный отбор — главные движущие силы эволюции, приводящие к образованию новых видов. По образному выражению ученого, это происходит за счет «расхождения признаков» у особей одного вида (принцип дивергенции).

Первоначально подобное проявляется в возникновении подвидов внутри старого вида, а по мере углубления различий между организмами подвидов возникают два (или более) новых вида (на основе дивергенции).

Естественный отбор служит причиной видовой приспособленности к определенным условиям окружающей среды. Иными словами эволюция отличается приспособительным характером.

Сущность прогрессивной эволюции заключается в том, что в каждую историческую эпоху среди видов, хорошо приспособленных к существующим условиям среды, появляются такие, которые обладают принципиально новыми и более совершенными типами строения. По данным палеонтологии, с течением времени одни преобладающие группы организмов сменялись (или дополнялись) другими, имеющими более высокий уровень организации, чем их предшественники (табл. 10).

Таблица 10

Группы растений и животных, господствовавших в разные геологические эпохи

Эра	Растения	Позвоночные животные
Палеозой	Папоротники	Рыбы
Мезозой	Голосеменные	Динозавры и другие рептилии
Кайнозой	Покрывосеменные	Млекопитающие

Теория эволюции Ч. Дарвина послужила мощным толчком для дальнейшего развития биологии. Идеи эволюционизма распространились далеко за пределы биологии, проникнув в другие области естествознания.

Выход в свет работы ученого вызвал в научном мире острую дискуссию между дарвинистами и противниками дарвинизма. Это послужило стимулом для развития разных биологических дисциплин — сравнительной анатомии и эмбриологии, палеонтологии, генетики, биохимии и многих других, которые, в свою очередь, внесли большой вклад в развитие дарвинизма.

§ 5. Доказательства эволюции

Важными доказательствами *единства происхождения* всех живых организмов служат: их клеточное строение (см. главу 4), принципы генетического кодирования наследственной информации, биосинтеза белков (см. главу 3), основные механизмы энергетического обмена, использование АТФ как универсального носителя энергии (см. главы 3 и 5).

Еще в XIX в. в *эмбриологии* были получены многочисленные факты, свидетельствующие в пользу эволюционной идеи. Благодаря трудам А. О. Ковалевского и И. И. Мечникова было создано «учение о зародышевых листках» (см. главу 8), вскрывшее общие закономерности эмбрионального развития беспозвоночных и позвоночных животных. В это же время Ф. Мюллером и Э. Геккелем был сформулирован *биогенетический закон*: онтогенез есть краткое повторение филогенеза (т. е. исторического развития вида). Иными словами, в процессе индивидуального развития организм на стадии зародыша (или личинки) повторяет признаки своих предков. Например, при развитии человека его зародыш на определенных стадиях имеет жаберные щели, хвост, сплошной волосяной покров и т. д. (рис. 72).

Сравнительно-анатомические исследования также наглядно иллюстрируют общность происхождения разных групп животных.

Наиболее существенную роль сыграло выявление *гомологии* органов разных организмов. Например, передние конечности у позвоночных — конечность лягушки, лапа собаки,

крыло птицы, ласт кита, рука обезьяны — сходны по своему строению (составу костей), хотя и выполняют различные функции. Гомологичные органы имеются и у растений: части цветка (пестик, тычинки, лепестки) гомологичны листьям; усики гороха, колючки кактуса — это видоизмененные листья. Гомологичные органы имеют сходное строение и развиваются из одинаковых эмбриональных зачатков.

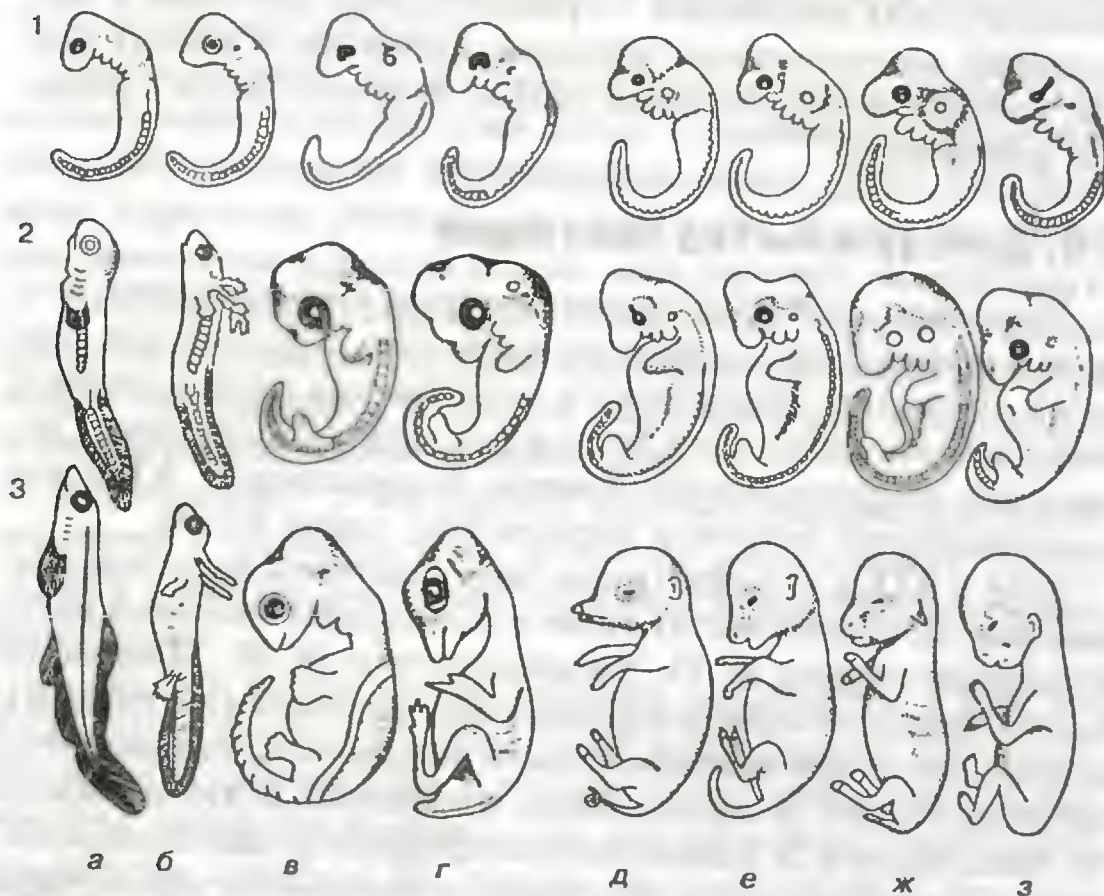


Рис. 72. Сходство эмбриональных стадий как проявление «биогенетического закона»: 1–3 — стадии развития; а — рыба; б — саламандра; в — черепаха; г — птица; д — свинья; е — корова; ж — кролик; з — человек [6]

Яркие доказательства эволюции — атавизмы и рудименты. **Атавизм** — это появление признака, присущего далекому предку и в норме не встречающегося у современных форм. В качестве примера можно привести появление хвоста у человека, наличие более одной пары молочных желез, волосатость и т. д.

Рудиментарными называются органы, утратившие свою функцию, но сохраняющиеся у особей данного вида в зачаточном состоянии. Например, остатки тазовых костей у кита,

копчика у человека (остаток хвостовых позвонков), зачаточные ушные мышцы (предки человека обладали подвижной ушной раковиной).

Очень важными свидетельствами эволюции, конечно, выступают и *палеонтологические данные*.

♦ **Палеонтология** — это наука об организмах, когда-то живших на нашей планете, но затем исчезнувших в ходе эволюции.

Изучение этих организмов ведется по их остаткам в виде окаменелостей и отпечатков. Приуроченность таких находок к определенным геологическим пластам позволяет убедиться в том, что по мере перехода от более древних слоев к новым наблюдается появление организмов, более высоко организованных. Очень ценно обнаружение *переходных форм*. Так, были обнаружены остатки древней вымершей птицы археоптерикса (рис. 73), в строении которой сочетаются признаки рептилий (зубы, брюшные ребра, длинный хвост с 20 позвонками) и птиц (тело и крылья покрыты перьями, имеются клюв, полые кости).



Рис. 73. Существование переходных форм: а — примитивная птица археоптерикс (справа) и современная птица (слева). Обратите внимание на различие в строении хвоста [9]; б — археоптерикс (реконструкция З. Буриана) [7]

§ 6. Современное состояние эволюционной теории

Дарвинизм сегодня представлен синтетической теорией эволюции (СТЭ), которая представляет собой непосредственное продолжение и развитие теории Ч. Дарвина. Взяв ее за основу, развив основные положения на базе достижений современных биологических наук (генетика, цитология, молекулярная биология, биология развития, экология и др.), СТЭ обогатила их новыми фактами, дополнила идеями. Ее центральным ядром по-прежнему (как и у Ч. Дарвина) остаются выводы о единстве происхождения и непрерывной эволюции живых организмов, о творческой роли естественного отбора.

Рассмотрим **основные положения СТЭ**.

1. Материалом для эволюции служат мутации. Мутационная изменчивость (см. главу 10) поставляет материал для естественного отбора и имеет случайный характер.
2. Ведущий движущий фактор эволюции — естественный отбор, основанный на отборе случайных и мелких мутаций.
3. Наименьшая эволюционная единица — популяция.

Вид — совокупность особей, имеющих общие, только им свойственные признаки и отличающихся по этим признакам от особей других видов. Каждый вид имеет свою область распространения (ареал). Особи одного вида при скрещивании между собой дают полноценное потомство. В этом отношении каждый вид изолирован от других видов.

Особи одного вида распространены в своем ареале не равномерно, а отдельными устойчивыми скоплениями — *популяциями*, поскольку условия существования в пределах ареала не везде одинаковы. *Популяция* — совокупность особей одного вида, длительно населяющих определенное пространство (какую-то часть ареала вида) и свободно скрещивающихся между собой. Таким образом, вид состоит из популяций.

Рассмотрим на примере вида «*окунь обыкновенный*» соотношение понятий. У данного вида очень широкий ареал — большая часть Евразии. На огромной территории находится масса рек и озер, где обитает окунь. Особи, живущие в каждом отдельном водоеме, составляют разные популяции. Очевидно, возможность скрещивания окуней между собой в пределах одного водоема несравненно выше, чем между особями из разных водоемов (изредка может происходить и такое скрещива-

ние — при случайной миграции их из одного озера в другое по протокам, ручьям и т. п.).

В популяциях могут возникать разные наследственные изменения, которые будут широко распространяться именно там, где они появились (в результате свободного скрещивания особей внутри популяции). В результате борьбы за существование и действия естественного отбора выживут особи, обладающие новыми признаками (при их полезности). Популяции будут «насыщаться» новыми наследственными изменениями, что вызовет нарастание различий между ними (с течением времени это может привести к появлению подвидов, а затем и новых видов).

Таким образом, на уровне популяции начинают осуществляться элементарные эволюционные процессы, что дает основание рассматривать ее как наименьшую эволюционную единицу.

4. Эволюция в основном дивергентна, т. е. один вид способен оказаться предком нескольких дочерних видов, но у каждого свой единственный предковый вид.
5. Эволюция имеет постепенный и длительный характер.
6. Обмен генами возможен лишь внутри вида в процессе полового размножения, что обеспечивает распространение появляющихся полезных мутаций в пределах всего вида.
7. Макроэволюция (процесс возникновения надвидовых таксонов — новых родов, семейств, отрядов и т. д.) происходит путем микроэволюции (процесс образования из одного вида другого). Согласно СТЭ, не существует движущих факторов макроэволюции, отличных от микроэволюционных.

§ 7. Основные направления эволюционного процесса

Выше мы уже обсуждали вопрос о прогрессивном характере эволюции, заключающемся в необратимом процессе повышения уровня организации живых организмов. Но еще Ч. Дарвин отмечал, что это не единственный путь развития. Разработке проблемы главных направлений эволюционного процесса были посвящены исследования выдающихся отечественных ученых А. Н. Северцова и И. И. Шмальгаузена.

В результате были разграничены понятия *морфофизиологического* и *биологического прогресса*. Согласно данной концеп-

ции, под *биологическим прогрессом* следует понимать возрастание приспособленности потомков по сравнению с предками. Его критерии относятся не к организму, а к виду и надвидовым таксонам, это:

- увеличение численности;
- расширение ареала;
- прогрессивная дифференциация — увеличение числа систематических групп, составляющих данный таксон (видов в роде, родов в семействе, семейств в отряде и т. д.).

Например, насекомые представляют группу животных, находящихся в состоянии биологического прогресса: представители этого класса имеют колоссальную численность, распространены по всей планете, класс включает десятки отрядов, тысячи семейств и родов.

Противоположен биологическому прогрессу *биологический регресс* (по всем критериям).

Так, класс кистеперых рыб представлен одним-единственным видом — лагимерией, которая обитает в очень ограниченном регионе — в Мозамбикском проливе. Другой пример — класс мечехвостов. Он представлен всего 5 видами, обитающими в следующих местах: один вид — в Атлантическом океане у берегов южной части Северной Америки, остальные — у берегов Юго-Восточной Азии и прилегающих островов.

Путей достижения биологического прогресса (главных направлений эволюционного процесса (по А. Н. Северцову) может быть три:

1. *Ароморфоз* — возникновение новых жизненных форм в результате повышения уровня организации (морфофизиологический прогресс), обеспечивающего возрастание жизнеспособности, приспособляемости, расширение среды обитания и т. д. Ароморфозы обуславливают эволюцию жизненных форм от простых к сложным (например, от прокариот к эукариотам, от одноклеточных к многоклеточным) и приводят к возникновению новых крупных систематических групп (классов, типов).
2. *Идиоадаптация* — возникновение частных приспособлений, обеспечивающих освоение новых мест обитания организмов и существование их в конкретных условиях

внешней среды. Сопровождается морфофизиологическими изменениями, не затрагивающими уровень организации. Хорошим примером служат разнообразные виды насекомых, приспособленных к обитанию в различных условиях — в воде, почве, воздухе; питающихся разной пищей. Например, такие отряды, как бабочки, жуки, перепончатокрылые, вши, блохи.

3. *Общая дегенерация* — упрощение организации (морфофизиологический регресс), причем чаще всего в результате редукции каких-либо органов и частей тела, что приводит к узкой специализации (способности существовать в весьма ограниченных условиях среды). Наиболее типичные примеры этого: переход от свободного образа жизни к паразитическому (утрата, например, пищеварительной системы и некоторых органов чувств у цепней или таких жизненно важных органов, как листья и корни, у растения-паразита повилики).

Здесь важно понять, что биологический прогресс может достигаться и при общей дегенерации. Паразитические виды весьма многочисленны и широко распространены.

Биологический регресс ведет в конечном итоге к вымиранию видов. И палеонтологические данные свидетельствуют об исчезновении многих групп организмов, некогда весьма многочисленных на Земле. Это динозавры, кистеперые рыбы, трилобиты и многие другие.

Глава 14. Происхождение человека.

Уникальность человека как биологического вида

§ 1. Биосоциальная сущность человека

Биологический вид «человек разумный» представляет собой уникальную жизненную форму, соединяющую биологическую и социальную сущность. Соответственно первой он, безусловно, принадлежит живой природе, царству животных. Жизнедеятельность человеческого организма основывается на фундаментальных биологических процессах — питании, дыхании, выделении, движении, размножении и т. д., которые происходят в нем и которым принадлежит определяющая роль в обеспечении его жизнеспособности. Наряду с этим человек — уникальный вид живых организмов. Он ведет общественный образ жизни, обладает разумом, способностью к творчеству и созидательному труду, речью, позволяющей передавать информацию (знания, умения, навыки) из поколения в поколение, накапливая и приумножая ее.

В отличие от всех других видов, которые приспосабливаются к природным условиям в результате морфофизиологических изменений, человек переделывает окружающую среду, пользуясь орудиями труда, изготавливая одежду, строя жилище, окультуривая растения и одомашнивая животных, развивая науку и производство.

Процесс индивидуального развития человека базируется на информации двух видов. Первый — *биологическая информация*, которая зафиксирована как *генетическая в ДНК* (универсальный для всех живых организмов механизм хранения, реализации и передачи из поколения в поколение информации). Благодаря ей в индивидуальном развитии человека складывается специфический комплекс анатомических и физиологических признаков, свойств, качеств, отличающих его от других видов живых организмов.

Однако, поскольку существуют разум и речь, у человека имеется и второй вид информации, представленный суммой

знаний и умений. Они создаются, сохраняются, используются и приумножаются поколениями людей по мере развития человеческого общества. Освоение их индивидуумом происходит в процессе его воспитания, обучения и общения в обществе. Данная особенность определяется понятием *социальной наследственности*, присущей исключительно человеческому обществу.

На социальной сущности людей основаны закономерности нашего исторического развития, что и обусловило ослабление роли естественного отбора. С появлением кроманьонцев (см. ниже) он утрачивает ведущее значение в развитии человека и *биологическая эволюция уступает место социальной*.

Морфофизиологические характеристики человека не изменились с эпохи кроманьонцев. Однако на ранних этапах развития была ярко выражена внутривидовая и межвидовая борьба за существование и главным фактором эволюции выступал именно естественный отбор.

Изменение условий обитания древних предков человека, австралопитеков (см. ниже), — переход от древесного образа жизни к жизни в степных условиях — привело к прямохождению и высвобождению передних конечностей. Это, в свою очередь, способствовало развитию орудийной деятельности с помощью случайно подбираемых предметов. Недостаток растительной пищи стимулировал хищничество и совместные действия на охоте, что усиливало значение социального поведения.

На этом этапе начинаются процессы прогрессивного развития верхних конечностей и головного мозга под действием естественного отбора, направленного на повышение способности к ручному труду и уровня социальности у предков человека.

§ 2. Доказательства животного происхождения человека

Идея о принадлежности человека животному миру многократно высказывалась мыслителями и учеными в разные исторические эпохи начиная с античных авторов. Однако заслуга строго научного, аргументированного доказательства этого принадлежит Ч. Дарвину. В своем известном труде «Происхождение человека и половой отбор» (1871 г.) он

собрал и обобщил огромный фактический материал из области сравнительной анатомии и эмбриологии, систематики, палеонтологии. В частности, Ч. Дарвин подчеркивал, что современные человекообразные обезьяны (шимпанзе, горилла, орангутанг) не являются предками человека, а имеют с ним общее происхождение, общих предков.

Давайте сравним человека и его ближайших «родственников» — человекообразных обезьян (рис. 74–76).

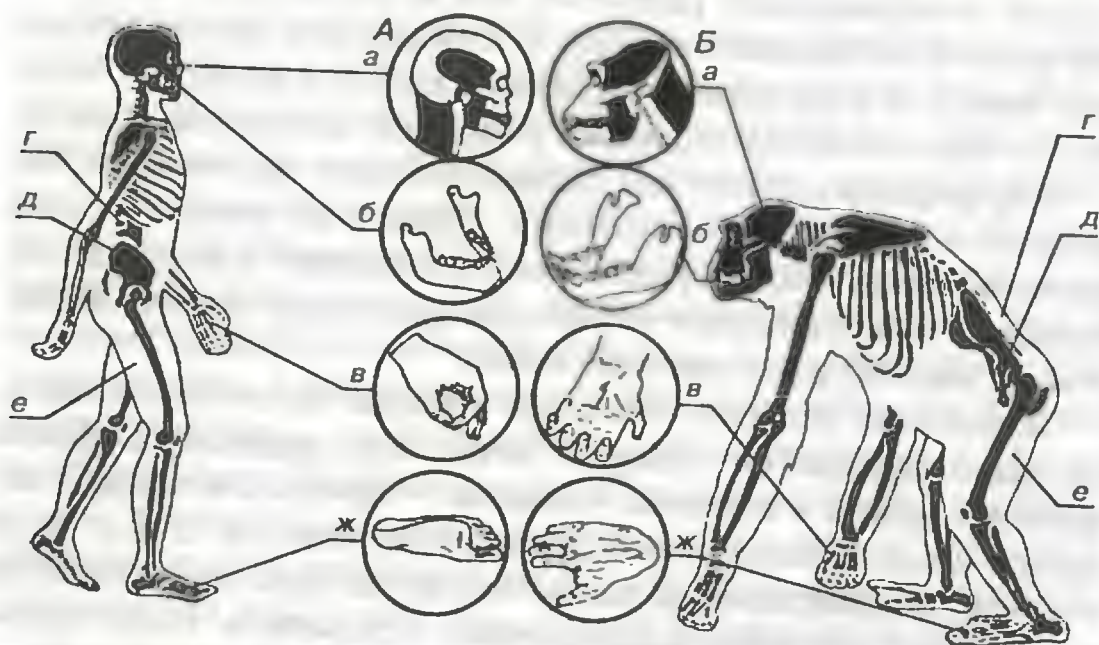


Рис. 74. Сравнительная анатомия. Показаны некоторые анатомические различия между человеком и гориллой [17]

На рисунке буквами обозначены: А — особенности анатомии человека (а — череп с короткой лицевой частью и большой округлой мозговой коробкой, вертикально сбалансированной на позвоночнике; б — небольшие челюсти; маленькие зубы, покрытые толстым слоем эмали; коренные зубы с низкой коронкой; зубная дуга, имеющая форму параболы; в — длинные пальцы руки, позволяющие точно захватывать мелкие предметы; г — короткая поясница; д — широкий короткий таз; е — ноги длиннее рук; ж — большой палец ноги расположен параллельно другим пальцам и помогает при ходьбе переносить массу тела). Б — особенности анатомии гориллы (а — череп с выступающей вперед удлиненной лицевой частью расположен спереди от спинного хребта и имеет костный гребень, поддерживающий мощную челюсть и мышцы шеи;

б — массивные челюсти с большими клыками, коренными зубами, которые имеют высокие коронки и тонкий слой эмали; зубная дуга в форме латинской буквы U; в — короткий большой палец и длинные остальные пальцы руки; г — поясница более короткая, чем у человека; д — удлиненный таз; е — ноги короче рук; ж — отставленный в сторону большой палец ступни приспособлен для хватания).



Рис. 75. Форма кисти руки человека и человекообразных обезьян: 1 — орангутанг; 2 — шимпанзе; 3 — человек; 4 — горилла [11]

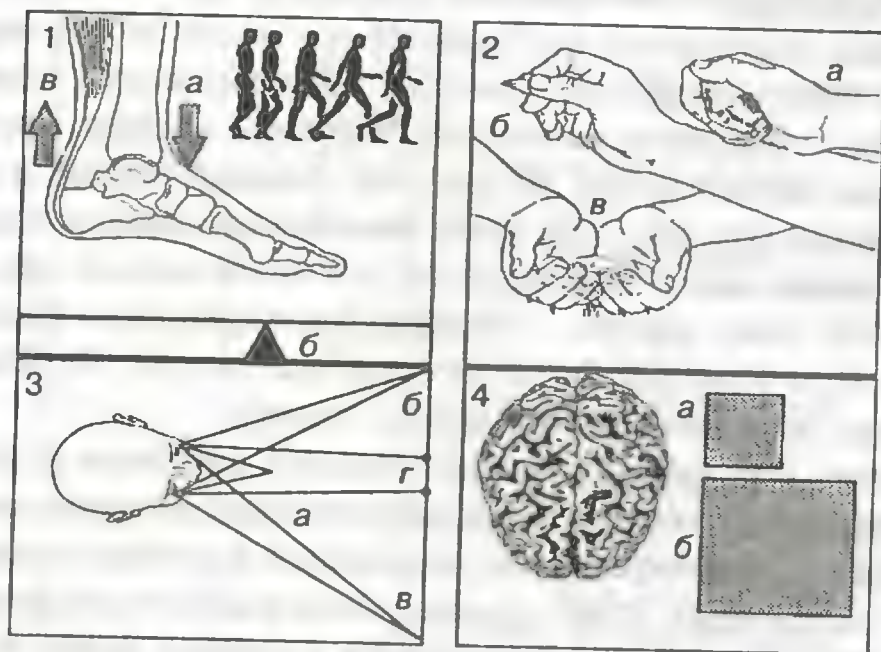


Рис. 76. Особенности человеческого организма [17]

На рисунке обозначены: 1 — ходьба на двух ногах — вес тела переносится с пятки через наружный край ступни на

подушечки и большой палец; нога и ступня действуют подобно рычагу (*a* — нагрузка передается через большеберцовую кость; *b* — точка опоры приходится на носок; *c* — усилие создается ахиллесовым сухожилием, которое, сокращая мышцы икры, поднимает пятку); 2 — разнообразие функций рук (*a* — силовой захват; *b* — точный захват; *c* — ладони, образующие чашу); 3 — бинокулярное зрение — оба глаза могут быть сфокусированы на объектах, расположенных в различных направлениях и удаленных на разные расстояния (*a* — близко; *b* — слева; *c* — справа; *d* — далеко); 4 — большой мозг — если рассматривать человеческий мозг сверху, видно, что он изборозжен глубокими извилинами; площадь их поверхности очень велика, от этого и зависят в значительной степени умственные способности человека (*a* — видимая площадь поверхности мозга; *b* — площадь поверхности мозга с «расправленными» извилинами — 2090 см²).

Сходство человека с обезьянами давно обращало на себя внимание. Передние конечности хватательные, есть кисть, свободно сгибающаяся и разгибающаяся; большой палец противопоставлен остальным; концевые фаланги пальцев снабжены сводчатыми ногтями. В плечевом поясе хорошо развиты ключицы, обеспечивающие разнообразные и сложные движения передних конечностей. Черепная коробка крупная. Глазницы расположены на лицевой стороне черепа и обращены прямо (см. рис. 76). Поле видимости каждого глаза не изолировано, как у большинства млекопитающих, но перекрывается одно другим — отсюда бинокулярное, объемное зрение. При этом оно и цветное (по данным Н. Н. Ладыгиной-Котс, шимпанзе различают 22 цвета).

Человек и человекообразные обезьяны, в отличие от других млекопитающих, обладают высокоразвитым головным мозгом, имеющим особенно развитые затылочные и лобные доли. Развитие затылочных долей связано с совершенствованием зрения, а лобных — с возникновением сложных форм поведения (у человека — с интеллектуальной деятельностью). Весь комплекс — способные к сложным манипуляциям передние конечности, высокоразвитое зрение и головной мозг у обезьян — основополагающие предпосылки способности к труду.

§ 3. Палеонтологические данные о происхождении человека

Во второй половине XIX в. палеонтологические сведения о предках современного человека были очень скудными. С поразительным научным предвидением Ч. Дарвин выдвинул гипотезу о происхождении от обезьяноподобного предка, предсказал будущие ископаемые находки и предположил, наконец, что родиной людей была Африка. Все это весьма убедительно подтверждается в наши дни.

За прошедшие сто с лишним лет найдено и изучено большое количество ископаемых останков вымерших человекообразных обезьян и древнейших людей (многие из которых были обнаружены именно на африканском континенте). Современные палеонтологические данные дают возможность уже сегодня составить представление о возникновении и становлении человека, о родстве с человекообразными обезьянами (рис. 77).

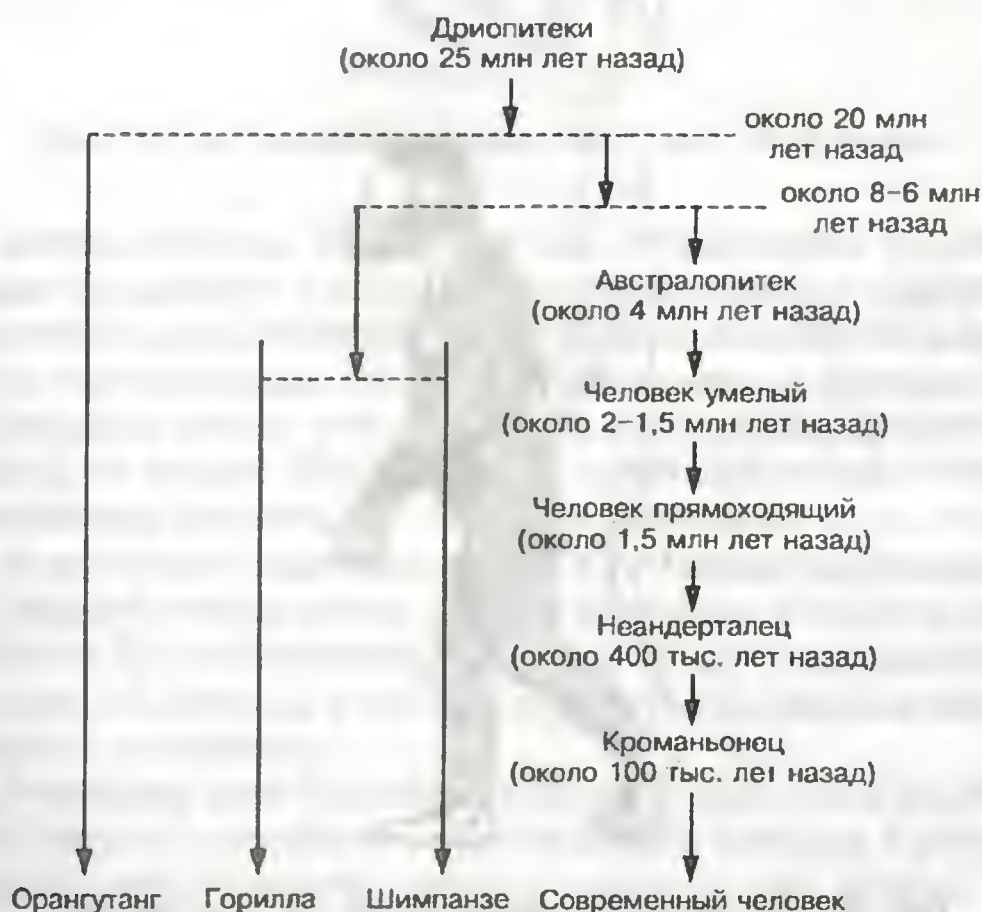


Рис. 77. Родословная человека

Как видно из приведенной схемы, общим предком всех современных человекообразных обезьян и человека был *дриопитек*. Он обитал 25 млн лет назад на африканском континенте. Дриопитеки вели древесный образ жизни, питались, по-видимому, плодами, поскольку их коренные зубы не приспособлены для пережевывания грубой пищи (у них очень тонкий слой эмали). Головной мозг уступал по объему мозгу современных человекообразных обезьян и составлял около 350 см³.

Примерно 8–6 млн лет назад в результате дивергенции произошло формирование двух эволюционных ветвей — одной, ведущей к современным человекообразным обезьянам, и другой — к человеку. Первыми в ряду предков современного человека стоят австралопитеки, которые появились в Африке около 4 млн лет назад (рис. 78 и 79).



Рис. 78. Австралопитек африканский. На этом рисунке австралопитек африканский для сравнения изображен рядом с современным человеком. Рост 1–1,3 м, масса тела 20–40 кг [17]



Рис. 79. Австралопитек Бойса. Рост 1,6–1,78 м. Масса тела 60–80 кг [17]

Австралопитеки, так называемые обезьянолюди, населяли открытые равнины и полупустыши, жили стадами, ходили на нижних (задних) конечностях, причем положение тела было почти вертикальным. Руки, освободившиеся от функции передвижения, могли использоваться для добывания пищи и защиты от врагов. Недостаток растительной пищи (плодов тропических деревьев) восполнялся мясной (за счет охоты). Об этом говорят найденные вместе с останками австралопитеков раздробленные кости мелких животных. Головной мозг достигал 550 см^3 в объеме. Известны четыре вида австралопитеков, обитавших в южных и восточных районах африканского континента.

Появление этих «человекообезьян» с присущим им прямохождением связывают с похолоданием климата и резким сокращением площадей, занятых тропическими лесами, что заставило австралопитеков припоровливаться к существованию на открытой местности.

Человек умелый, по общему мнению, представлял собой первый известный вид рода «человек» (рис. 80).



Рис. 80. Человек умелый. Рост 1,2–1,5 м. Масса тела около 50 кг [17]

Этот вид существовал около 1,5–2 млн лет назад в Восточной и Южной Африке и в Юго-Восточной Азии. Ростом человек умелый был около 1,5 м. Его лицо имело надглазничные валики, плоский нос и выступающие вперед челюсти. Мозг стал крупнее (объем до 775 см^3), чем у австралопитеков, а 1-й палец стопы уже не противопоставлен другим. Остатки материальной культуры позволяют считать, что эти «перволюди» строили несложные укрытия в виде изгородей, защищающих от ветра, и примитивных хижин из камней и веток. Они изготавливали каменные орудия — рубила, скребки, нечто наподобие топоров. Есть данные, что человек умелый пользовался огнем.

От человека умелого, вероятно, произошел человек прямоходящий (рис. 81).



Рис. 81. Человек прямоходящий. Рост 1,5–1,8 м. Масса тела 40–72,7 кг [17]

Будучи крупнее, с большим мозгом и более высокоразвитым интеллектом, с усовершенствованной техникой изготовления орудий, этот человек раннего каменного века освоил новые места обитания, заселив небольшими группами Африку, Европу и Азию.

Человек прямоходящий по строению тела во многих отношениях походил на современного человека. Его рост составлял 1,6–1,8 м, а масса — 50–75 кг. Объем головного мозга достигал 880–1110 см³. Этот предок широко пользовался различными орудиями из камня (рубила, ударники, лезвия), дерева и костей; был активным охотником, применявшим дубинки, примитивные копыя. В охоте достаточно большое количество человек, а это позволяло нападать на крупную дичь.

Для человека прямоходящего характерно было устраивать жилище в виде хижины, использовать пещеры. Внутри жилья устраивался примитивный очаг. Огонь уже систематически

использовался для обогрева и приготовления пищи, сохранился и поддерживался.

На этом этапе эволюции действовали жесткий естественный отбор и острая внутривидовая борьба за существование: разбитые кости человеческих конечностей, человеческие черепа с выломанным основанием свидетельствуют о каннибализме.

В ледниковый период на Земле существовал *неандерталец* (рис. 82).



Рис. 82. Неандерталец. Рост около 1,7 м. Масса тела около 70 кг [17]

Он был низкорослым и коренастым (ростом до 1,7 м, массой до 75 кг), с массивным черепом, толстыми надглазничными валликами и покатым лбом. По объему головного мозга (до 1500 см³) превосходил современного человека.

Неандертальцы занимались охотой и рыболовством; охотились, в частности, и на таких крупных животных, как мамонты; изготавливали одежду из шкур, строили жилища, умели добывать огонь. Их орудия характеризуются тонкостью отделки. Они изготавливали топоры, рубила, ножи, наконечники к копьям, рыболовные крючки.

Захоронения, ритуалы и зачатки искусства говорят о том, что неандертальцы в большей степени обладали самосознанием, способностью к мышлению, были более «социальны», чем их предок человек прямоходящий. Предположительно неандертальцам была свойственна речь.

Это первые люди, которые систематически хоронили своих умерших. Погребение было обрядом. Скелеты обнаруживают в ямах, вырытых в полу пещер. Многие уложены в позу спящего и снабжены предметами быта — орудиями, оружием, кусками жареного мяса, подстилкой из лесного хвоща, а также убранны цветами. Все это свидетельствует о том, что неандертальцы придавали значение жизни и смерти отдельного человека и, возможно, имели представления о загробном существовании.

Первыми свидетельствами о появлении вполне современного человека стали находки в гроте Кро-Маньон на юго-западе Франции в 1868 г. Впоследствии многочисленные останки кроманьонцев обнаружили в различных районах Европы, Азии, Америки и Австралии (рис. 83).

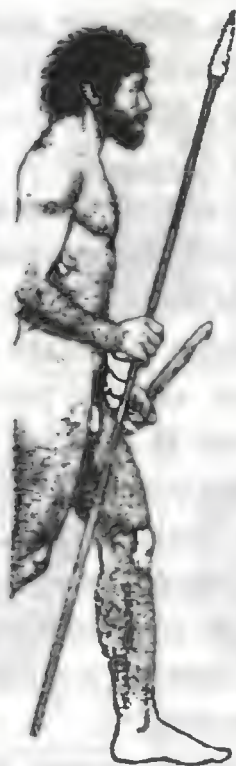


Рис. 83. Кроманьонец. Рост 1,69–1,77 м. Масса тела около 68 кг [17]

Считается, что кроманьонцы появились на африканском континенте, а потом распространились на все остальные. Они были выше ростом (до 1,8 м) и менее грубо сложены, чем неандертальцы. Голова относительно высокая, укороченная в направлении лицо—затылок, а черепная коробка более округлая; средний объем мозга составлял 1400 см³.

Имелись и другие новые характерные особенности: голова посажена прямо, лицевая часть прямая и не выступает вперед, надглазничные валики отсутствуют или развиты слабо, нос и челюсти сравнительно невелики, зубы сидят теснее.

Считается, что возникновение современных рас человека происходило в процессе расселения кроманьонцев по разным регионам Земли и завершилось 30–40 тыс. лет назад.

По сравнению с неандертальцами кроманьонцы производили значительно более тщательно обработанные похи, скребки, пилы, наконечники, сверла и другие каменные орудия. Около половины всех инструментов было сделано из кости. Для изготовления изделий из рога, дерева и кости применялись каменные резцы. Кроманьонцы делали и такие новые орудия, как иглы с ушками, крючки для ловли рыбы, гарпуны и копьеметалки. Все эти, казалось бы, простые приспособления в огромной степени способствовали освоению человеком окружающего мира.

В этот период начинается одомашнивание животных и окультуривание растений. Возможность жить в условиях ледникового периода обеспечивалась более совершенными жилищами и появившимися новыми видами одежды (штаны, парки с капюшонами, обувь, рукавицы), систематическим использованием огня. В период 35–10 тыс. лет до н. э. кроманьонцы прошли эпоху своего доисторического искусства. Круг произведений был широк: гравюры животных и людей на небольших кусочках камня, костей, оленьих рогов; рисунки охрой, марганцем и древесным углем, а также выгравированные изображения на стенах пещер; изготовление ожерелий, браслетов и колец.

Изучение скелетов говорит о том, что продолжительность жизни у кроманьонцев была существенно выше, чем у неандертальцев, свидетельствуя о более высоком социальном статусе и росте «богатства» кроманьонцев. Наличие «бедных»

и «богатых» захоронений (количество украшений, различных орудий, предметов быта, помещенных в могилу при совершении похоронного обряда) может означать начало социального расслоения первобытного общества.

Высокий уровень социальности человека, способность к совместной производительной деятельности, использование все более совершенных орудий труда, наличие жилища, одежды уменьшали зависимость от условий окружающей среды (физико-химических и биологических факторов), и поэтому эволюция человека вышла из-под ведущего действия биологических законов развития и направляется теперь социальными.

§ 4. Расы и их происхождение

Все современное человечество представляет собой один вид — «человек разумный», в пределах которого традиционно выделяют пять основных рас людей — *европеоидную* (евразийскую), *австралийную*, *негроидную* (экваториальную), *монголоидную* (азиатскую) и *американоидную* (рис. 84).

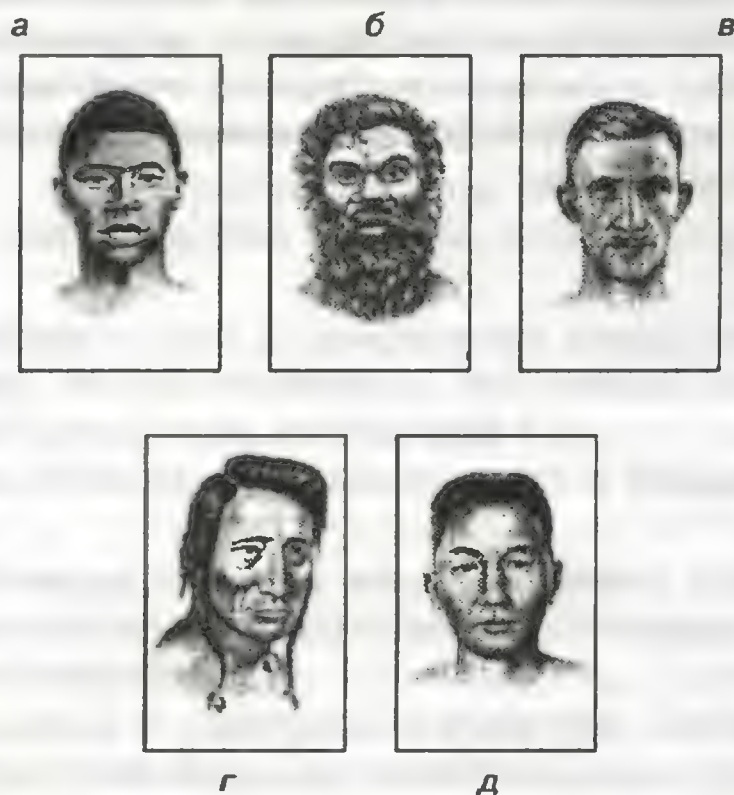


Рис. 84. Типичные представители больших рас: а — негроид; б — австралоид; в — европеид; г — американоид; д — монголоид [11]

◆ **Расы** — это исторически сложившиеся группы людей, характеризующиеся общностью наследственных физических особенностей (цвет кожи, глаз и волос, разрез глаз, строение век, очертания головы и т. п.), которые второстепенны.

По основным же признакам, характерным для человека (объем и строение головного мозга, кисть и стопа, форма позвоночного ствола, строение голосовых связок, развитие речи, интеллектуальные способности к творческой и трудовой деятельности), расы не различаются.

Образование рас представляет собой сложный процесс. Разнообразные признаки возникали в результате *мутаций*. Под действием естественного отбора на разных этапах расогенеза признаки, имеющие приспособительное значение, закреплялись и распространялись в популяциях людей.

Впоследствии, с развитием цивилизации, роль отбора и изоляции начинает снижаться. В результате усиления процессов взаимодействия народов начинает происходить смешение рас. Этот процесс особенно ускоряется в наши дни благодаря возрастающим масштабам миграции людей, разрушению социально-расовых барьеров, ассимиляции и т. п. По-видимому, в отдаленном будущем подобные процессы приведут к исчезновению расовых различий, хотя на это уйдут тысячи и тысячи лет.

Приложение 1. Словарь основных понятий и терминов

Абиогенный (процесс) — происходящий без участия живых организмов, имеющий неорганический характер.

Автотрофы — живые организмы, синтезирующие необходимые им органические вещества из неорганических, используя либо энергию солнечного света (фотосинтез), либо энергию, получаемую в результате окисления неорганических веществ (хемосинтез).

Адаптация — приспособление организма к какому-либо условию внешней среды.

Адаптированный — приспособленный.

Анаболизм — см. *ассимиляция*.

Анаэробы — организмы, способные жить в бескислородной среде (многие бактерии, дрожжи, некоторые черви и моллюски), так как процессы диссимиляции осуществляются без использования кислорода (например, при брожении).

Ареал — область распространения на поверхности нашей планеты какого-либо вида организмов либо отдельной популяции.

Ароморфоз — одно из направлений прогрессивной эволюции, при котором происходят изменения организации и функций организмов, приводящие к повышению общего уровня организации, жизнедеятельности и биологическому прогрессу.

Архебактерии — группа микроорганизмов с прокариотной организацией клеток, но существенно отличающихся от истинных бактерий.

Ассимиляция — совокупность процессов синтеза органических веществ, необходимых для образования и обновления структурных компонентов клеток и тканей.

АТФ (аденозинтрифосфат) — универсальный переносчик и основной аккумулятор химической энергии в живых

клетках. Энергия АТФ заключена в так называемых макроэргических (высокоэнергетических) связях.

Аэробы — организмы, которые способны существовать только в кислородной среде, так как для осуществления диссимилиации нуждаются в кислороде.

Биогенные — созданные (порожденные) живыми организмами.

Биогеоценоз — сложная природная система, объединяющая совокупность живых организмов (биоценоз), заселяющих участок среды, который характеризуется относительно однородными условиями (биотоп). В качестве синонима биогеоценоза часто используют термин «экологическая система» (экосистема).

Биополимеры — высокомолекулярные органические соединения — белки, нуклеиновые кислоты, полисахариды, построенные из большого числа повторяющихся мономерных блоков (белки — из аминокислот, нуклеиновые кислоты — из нуклеотидов и т. д.).

Биосфера — экологическая система планетарного масштаба, включающая всю совокупность живых организмов и соответствующие части планеты, населенные живыми организмами (часть литосферы, часть атмосферы и всю гидросферу).

Биотоп — см. *биогеоценоз*.

Биоценоз — см. *биогеоценоз*.

Бластомеры — клетки, образующиеся в результате деления зиготы (до момента формирования бластулы).

Бластула — стадия зародышевого развития многоклеточных животных, часто имеющая вид шара, полого внутри, стенка которого образована одним слоем клеток.

Борьба за существование — фактор эволюции, выделенный Ч. Дарвином: совокупность всех внутри- и межвидовых отношений, а также взаимодействий с неживой природой, определяющая конкуренцию между организмами.

Брожение — процесс бескислородного (анаэробного) ферментативного расщепления органических веществ, осуществляемый некоторыми бактериями, грибами, протистами и животными; см. *диссимилиация*.

Вещество живое — совокупность всех живых организмов биосферы (по В. И. Вернадскому, 1940 г.).

Вещество первичное органическое — сложные органические соединения, создаваемые продуцентами из простых неорганических веществ.

Вид — совокупность особей, сходных между собой и способных к скрещиванию, обладающих общим генофондом и занимающих одну экологическую нишу.

Гастрола — следующая за бластулой стадия развития зародыша у многоклеточных животных, образованная двумя слоями клеток — наружным (эктодерма) и внутренним (энтодерма). У большинства животных (кроме губок, кишечно-полостных) образуется третий слой — мезодерма.

Ген — единица генетической (наследственной) информации; в структурном отношении ген представляет собой участок молекулы нуклеиновой кислоты (ДНК или РНК). В одном гене заключена информация о структуре молекулы конкретного белка.

Генотип — совокупность генов, заключенных в хромосомах данного организма.

Генофонд — совокупность генов, имеющихся у всех организмов одной популяции или вида.

Гетеротрофы — живые организмы, получающие необходимую им для жизнедеятельности энергию и «строительные материалы» для синтеза органических соединений за счет усвоения уже готовых органических веществ (в виде пищи).

Гидросфера — прерывистая оболочка Земли, представляющая собой совокупность океанов, морей, озер, рек и т. д.

Гипотеза биохимической эволюции — гипотеза А. И. Опарина — Дж. Б. Холдейна, согласно которой жизнь на Земле возникла в результате длительной эволюции углеродных соединений.

Гипотеза панспермии — гипотеза о возможном переносе «спор жизни» на Землю из космоса.

Гипотеза самопроизвольного зарождения жизни — гипотеза о возможности процесса самопроизвольного зарождения живых организмов из неживого вещества (причем процесс этот

осуществляется постоянно). Несостоятельность этой гипотезы была доказана Л. Пастером (1862 г.).

Гликолиз — ферментативное анаэробное расщепление углеводов с образованием молочной кислоты (у животных) или пировиноградной кислоты (у растений). Гликолиз — один из основных источников энергии в клетках.

Гомеостаз — постоянство внутренней среды организма.

Дивергенция — расхождение признаков у родственных организмов в процессе эволюции, вызываемое искусственным или естественным отбором. Понятие выдвинуто Ч. Дарвином для объяснения возникновения многообразия сортов культурных растений, пород домашних животных и видов организмов в природе.

Диссимиляция — совокупность реакций обмена веществ, заключающихся в расщеплении сложных органических соединений и сопровождающихся высвобождением энергии, используемой в процессах жизнедеятельности.

Дифференцировка клеточная — процесс образования в раннем онтогенезе (а частично и в зрелом возрасте) многоклеточного организма различных специализированных клеток (мышечных, нервных, железистых и т. д.).

ДНК (дезоксирибонуклеиновая кислота) — один из видов нуклеиновых кислот; содержится (в основном) в ядрах клеток организмов, входя в состав хромосом. ДНК является носителем генетической информации. Молекула ДНК представляет собой биополимер с огромной молекулярной массой и состоит из двух полинуклеотидных цепей, закрученных одна вокруг другой и связанных комплементарно друг с другом. Обладает уникальной способностью к самовоспроизведению.

Доминирование — преобладание, главенствующее положение.

Дыхание — использование кислорода организмами для окисления органических веществ с освобождением энергии, необходимой для их жизнедеятельности.

Единица таксономическая — любая систематическая единица — вид, род, семейство и т. д.

Несостоятельность этой гипотезы (1862 г.).

анаэробное расщепление углеродной кислоты (у животных) или растений). Гликолиз — один из процессов в клетках.

внутренней среды организма.

изменения признаков у родственных организмов, вызываемое искусственным путем. Понятие выдвинуто Ч. Дарвином в объяснение многообразия сортов домашних животных и видов

скорости реакций обмена веществ, а сложных органических соединений с освобождением энергии, использованием.

процесс образования (в зрелом возрасте) многоклеточных специализированных клеток (эритроцитов и т. д.).

азотная кислота) — один из витаминов (в основном) в ядрах клеток, состав хромосом. ДНК является носителем информации. Молекула ДНК представляет собой огромную молекулярную массу из нуклеотидных цепей, закрученных в спираль. Комплементарно друг с другом способны к самовоспроиз-

ведению, главенствующее поло-

кислорода организмами для получения энергии с освобождением энергии, использования.

любая систематическая единица.

Зигота — клетка, образующаяся в результате слияния двух половых клеток (гамет) в процессе оплодотворения. Из зиготы развивается новая особь.

Идиоадаптации — эволюционные изменения частного порядка без повышения организации; результат приспособления к разным условиям среды на том же организационном уровне.

Изменчивость генотипическая (наследственная) — явление, имеющее генетическую основу; обусловленное изменением генотипа.

Изменчивость комбинативная — одна из форм генотипической изменчивости; обусловлена комбинациями генов при половом размножении организмов.

Изменчивость модификационная (фенотипическая, ненаследственная) — изменения возникают в течение индивидуальной жизни организма под воздействием факторов среды и без изменений генотипа.

Изменчивость мутационная — одна из форм генотипической изменчивости; обусловлена мутациями.

Информация генетическая — информация обо всей совокупности признаков и свойств организма, получаемая им от предков по наследству, «записанная» в последовательности нуклеотидов молекул нуклеиновых кислот (ДНК и РНК) с помощью генетического кода.

Катаболизм — см. *диссимиляция*.

Клетки соматические — клетки, образующие тело организма, исключая половые.

Коацерваты — агрегаты макромолекул в виде капель (до нескольких миллиметров в диаметре), образующиеся в коллоидных растворах. Характеризуются относительной устойчивостью существования, способностью поглощать молекулы из окружающего раствора.

Код генетический — универсальная для всех живых организмов система записи генетической (наследственной) информации в молекулах нуклеиновых кислот в виде последовательности нуклеотидов. Единица генетического кода — триплет (последовательность из трех нуклеотидов). От последовательности разных триплетов в пределах гена зависит последова-

тельность разных аминокислот в синтезируемой молекуле белковой молекулы.

Комплементарность — закономерное взаимодействие нуклеотидов (А—Т, Г—Ц) двух цепей ДНК; при синтезе информационной РНК, а также при взаимодействии иРНК и тРНК.

Консументы — организмы, питающиеся готовыми органическими веществами (гетеротрофные организмы, использующие в пищу другие организмы, — растительноядные, хищные, паразитические); см. *продуценты, редуценты*.

Креационизм — идеалистическое представление о возникновении жизни как результате творческого акта высшего существа, бога.

Литосфера — верхняя твердая оболочка Земли.

Метаболизм (обмен веществ) — совокупность процессов ассимиляции (анаболизма) и диссимиляции (катаболизма), обеспечивающих жизнедеятельность организма.

Монофилия — происхождение группы организмов от единого общего предка. Принцип монофилии лежит в основе современной биологии. Монофилия всего живого подтверждается разными фактами, среди которых универсальность генетического кода, основные пути метаболизма, клеточная организация всех живых организмов и т. д.

Мутации — естественно возникающие или искусственно вызываемые изменения генотипа у организмов. Различают генеративные мутации (происходящие в половых клетках) и соматические мутации (в соматических клетках). В первом случае у потомков появляются новые признаки (вызванные мутациями), которые будут передаваться по наследству. Во втором изменения признаков наблюдаются у данного организма, но не наследуются его потомками. Мутации могут происходить в результате изменения числа, структуры хромосом или структуры генов.

Настии — быстрые двигательные реакции у растений в ответ на раздражение (складывание листьев у мимозы, ростяжки и т. д.).

Ноосфера (по В. И. Вернадскому) — «сфера разума», этап в развитии биосферы, для которого характерна ведущая

роль человека, высшее существование и развитие.

Норма реакции — диапазон изменчивости признака в индивидуальной жизни, быть широкой (например, жирность), независимые от среды.

Нуклеотид — компонент клетки (функциональная единица).

Нуклеотиды — молекулы нуклеотид состоят из сахара (рибозы), молекулы азотистого основания. В ДНК встречаются — аденин, гуанин, цитозин, тимин, но вместо тимина — урацил.

Обмен веществ — процесс обмена веществ.

Онтогенез — индивидуальное развитие организма от зачатия до естественной смерти.

Органоиды — органы в клетках любых организмов, выполняющие функции: эндоплазматический ретикулум, митохондрии, лизосомы и т. д.

Осмоз — процесс перемещения воды через полупроницаемую мембрану из раствора менее концентрированного раствора в более концентрированный.

Отбор естественный — процесс, в котором факторы окружающей среды влияют на выживание организмов, в результате чего происходит изменение численности организмов.

Отбор искусственный — процесс, в котором человек использует организмы с полезными признаками, для их разведения.

аминокислот в синтезируемой молекуле

ость — закономерное взаимодействие пук-
Ц) двух цепей ДНК; при синтезе информа-
ске при взаимодействии иРНК и тРНК.

организмы, питающиеся готовыми орга-
нами (гетеротрофные организмы, исполь-
ные организмы, — растительноядные, хищ-
е); см. *продуценты, редуценты*.

идеалистическое представление о возник-
результате творческого акта высшего су-

рхняя твердая оболочка Земли.

мен веществ) — совокупность процессов
олизма) и диссимиляции (катаболизма),
изнедаемость организма.

роисхождение группы организмов от еди-
а. Принцип монофилии лежит в основе
ии. Монофилия всего живого подтверж-
ктами, среди которых универсальность
основные пути метаболизма, клеточная
ивых организмов и т. д.

ественно возникающие или искусственно
ения генотипа у организмов. Различают
ии (происходящие в половых клетках)
ции (в соматических клетках). В первом
появляются новые признаки (вызван-
которые будут передаваться по наследст-
ения признаков наблюдаются у данного
следуются его потомками. Мутации мо-
результате изменения числа, структуры
туры генов.

ые двигательные реакции у растений
ие (складывание листьев у мимозы, ро-

. И. Вернадскому) — «сфера разума»,
феры, для которого характерна ведущая

роль человека, выступающего в качестве главного фактора
существования и развития биосферы.

Норма реакции — диапазон изменения признака при не-
изменном генотипе под действием факторов среды в течение
индивидуальной жизни организма. Норма реакции может
быть широкой (например, удойность у коров) или узкой (на-
пример, жирность молока у коров). Есть признаки, совсем
независимые от среды, — например, группа крови у человека.

Нуклеотид — кольцевая молекула ДНК в прокариотной
клетке (функциональный аналог ядра эукариотной клетки).

Нуклеотиды — мономеры нуклеиновых кислот. Каждый
нуклеотид состоит из молекулы углевода (рибозы или дезок-
сирибозы), молекулы фосфорной кислоты и азотистого осно-
вания. В ДНК встречается четыре вида азотистых основа-
ний — аденин, гуанин, цитозин и тимин, в РНК также четы-
ре, но вместо тимина входит урацил.

Обмен веществ — см. *метаболизм*.

Онтогенез — индивидуальное развитие организма от зи-
готы до естественной его смерти.

Органоиды — постоянные специализированные структу-
ры в клетках любых организмов, выполняющие определен-
ные функции: эндоплазматическая сеть, митохондрии, пла-
стиды и т. д.

Осмоз — процесс одностороннего движения молекул воды
через полупроницаемую мембрану (в клетках — плазмалемму),
разделяющую растворы с разной концентрацией растворен-
ных веществ; движение молекул воды происходит из менее
концентрированного раствора в более концентрированный.

Отбор естественный — по Ч. Дарвину, главный движу-
щий фактор эволюции, реализующийся в процессе борьбы за
существование организмов; выживание и участие в размно-
жении организмов, наиболее приспособленных к условиям
окружающей среды.

Отбор искусственный — по Ч. Дарвину, селекционный
прием, используемый человеком при выведении сортов куль-
турных растений и пород домашних животных. Отбор особей
(с признаками, полезными для человека) для последующего
их разведения.

Палеонтология — наука об ископаемых живых организмах.

Популяция — совокупность особей одного вида, населяющих определенную территорию с относительно однородными условиями. В популяции происходит свободное скрещивание особей, ее составляющих.

Продуценты — автотрофные организмы, производящие сложные органические вещества из неорганических; см. *консументы* и *редуценты*.

Прокариоты — организмы, клетки которых не имеют ограниченных мембраной ядер и большинства органоидов, свойственных клеткам эукариот. К прокариотам относятся архебактерии и настоящие бактерии.

Протобионты — примитивные, не имеющие клеточной организации формы живых существ, предшествующие клеточным организмам в процессе возникновения жизни на Земле.

Раздражимость — способность организмов (а также клеток и других биологических систем) адекватно реагировать на изменения во внешней среде или внутри самого организма.

Редуценты — гетеротрофные организмы, разлагающие мертвое органическое вещество и превращающие его в неорганическое (некоторые бактерии, грибы, животные); см. *продуценты* и *консументы*.

Рекапитуляция — повторение (воспроизведение) в процессе индивидуального развития организма признаков более или менее отдаленных предковых форм.

Реликт (вид реликтовый) — «пережиток», сохранившийся от древних эпох (например, кистеперая рыба — латимерия и т. п.).

Репродукция — самовоспроизведение, размножение, производство потомства.

РНК (рибонуклеиновая кислота) — нуклеиновая кислота, но в отличие от ДНК состоит из одной полинуклеотидной цепи. В соответствии с выполняемой функцией различают три вида РНК: транспортную, информационную и рибосомальную.

Саморепликация (репликация, редупликация) — процесс самовоспроизведения макромолекул нуклеиновых кислот, обеспечивающий передачу генетической информации от поколения к поколению.

Сапрофиты (сангилостные бактерии) — организмы, питающиеся мертвыми органическими веществами.

Систематика — наука, занимающаяся описанием, классификацией и установлением эволюционных связей между организмами разного ранга, от таксонов до вида.

Таксисы — двигательные реакции организмов на отдельные компоненты окружающей среды, вызывающие движение.

Таксон — см. *единица систематической классификации*.

Тератогены — факторы, вызывающие пороки развития эмбриона.

Тератология — наука о пороках развития эмбриона.

Трансформизм — процесс изменения организмов, предшествующий эволюции.

Триплет — три нуклеотида в молекулах ДНК, кодирующие одну аминокислоту в мРНК; см. *генетический код*.

Тропизмы — ростовые реакции организмов на воздействие какого-либо фактора.

Трофический — см. *питательный*.

Факторы (среды) — условия окружающей среды, влияющие на организмы.

Фенотип — совокупность признаков конкретного организма.

Филогенез — историческое развитие вида.

Фотосинтез — синтез органических веществ из неорганических при использовании энергии света.

Фотосинтетические организмы — организмы, способные к фотосинтезу (зеленые растения, некоторые бактерии).

Хемосинтез — синтез органических веществ из неорганических при использовании энергии окисления неорганических веществ.

Сапрофиты (сапротрофы) — живые существа (например, грибоподобные бактерии), питающиеся разлагающимися остатками мертвых организмов.

Систематика — раздел биологии, задачами которого служат описание всех организмов, их классификация по таксонам разного ранга, построение общей системы организмов.

Таксисы — двигательные реакции одноклеточных организмов, отдельных клеток многоклеточных организмов на действующий стимул.

Таксон — см. *единица таксономическая*.

Тератогены — факторы физико-химической природы, вызывающие пороки развития и уродства организмов.

Тератология — медико-биологическая дисциплина, изучающая пороки развития и уродства человека и других организмов.

Трансформизм — учение об исторической изменчивости организмов, предшествующее эволюционному учению.

Триплет — три последовательно расположенных нуклеотида в молекулах ДНК или РНК, кодирующих определенную аминокислоту в молекуле синтезируемого белка; см. *код генетический*.

Тропизмы — ростовые движения у растений в ответ на воздействие какого-либо фактора внешней среды.

Трофический — связанный с питанием.

Факторы (среды) абиотические — компоненты и явления неживой природы (свет, температура и т. д.), воздействующие на организмы.

Фенотип — совокупность признаков и свойств, присущая конкретному организму; см. *генотип*.

Филогенез — историческое развитие организмов.

Фотосинтез — синтез органических веществ из неорганических при использовании энергии солнечного света.

Фотосинтетики — организмы, обладающие фотосинтезом (зеленые растения, некоторые бактерии).

Хемосинтез — синтез органических веществ из неорганических при использовании энергии, высвобождающейся при окислении неорганических веществ.

Хемосинтетики — организмы, обладающие хемосинтезом (некоторые бактерии — серобактерии, железобактерии и др.).

Цианобактерии — группа фототрофных прокариотных организмов, до недавнего времени называемых сине-зелеными водорослями, что неверно, так как все водоросли — эукариоты.

Эукариоты — организмы, клетки которых содержат оформленные ядра, разнообразные клеточные органеллы (см. *прокариоты*). К эукариотам относятся все протисты, грибы, растения и животные.

Приложение самопроверки

Раздел 1. Выбор

1. Растения и грибы
а) к одному царству;
б) к разным отделам;
в) к прокариотам;
г) к разным царствам.
2. Цианобактерии
а) эукариотными;
б) гетеротрофными;
в) хемосинтезирующими;
г) прокариотными.
3. Железо входит в состав
а) хлорофилла;
б) крахмала;
в) гемоглобина;
г) гликогена.
4. Мономером гликогена
а) дезоксирибозы;
б) рибозы;
в) сахарозы;
г) глюкозы.
5. Какой органеллы нет в растительной клетке?
а) рибосома;
б) лизосома;
в) хлоропласт;
г) аппарат Гольджи.
6. В клетках грибов
а) рибосом;
б) митохондрий;
в) пластид;
г) клеточной стенки.

организмы, обладающие хемосинтезом (сиритоксибактерии, железобактерии и др.).
и фототрофных прокариотных
иногда называемых сине-зелеными
так как все водоросли — эукариоты.
и, клетки которых содержат оформ-
ленные клеточные органоиды (см. прока-
риоты). Все протисты, грибы, расте-

Приложение 2. Тесты для самопроверки

Раздел 1. Выберите один вариант ответа

1. Растения и грибы относят:
а) к одному царству живых существ;
б) к разным отделам царства растений;
в) к прокариотным организмам;
г) к разным царствам живых существ.
2. Цианобактерии являются:
а) эукариотными организмами;
б) гетеротрофными организмами;
в) хемосинтезирующими организмами;
г) прокариотными организмами.
3. Железо входит в состав:
а) хлорофилла;
б) крахмала;
в) гемоглобина;
г) гликогена.
4. Мономером гликогена является:
а) дезоксирибоза;
б) рибоза;
в) сахароза;
г) глюкоза.
5. Какой органоид клетки способен к самовоспроизведению:
а) рибосома;
б) лизосома;
в) хлоропласт;
г) аппарат Гольджи.
6. В клетках грибов никогда не бывает:
а) рибосом;
б) митохондрий;
в) пластид;
г) клеточной стенки.

7. К ассимиляционному процессу относится:
 - а) гликолиз;
 - б) брожение;
 - в) фотосинтез;
 - г) гидролиз АТФ.
8. Диссимиляция — это процесс:
 - а) экскреции;
 - б) секреции;
 - в) биосинтеза;
 - г) расщепления.
9. Редукция числа хромосом в ходе мейоза происходит:
 - а) в профазе 1;
 - б) в анафазе 2;
 - в) в профазе 2;
 - г) в анафазе 1.
10. На каком этапе жизненного цикла клетки происходит репликация ДНК:
 - а) в интерфазе;
 - б) в профазе;
 - в) в анафазе;
 - г) в телофазе.
11. Двойное оплодотворение свойственно:
 - а) инфузориям;
 - б) водорослям;
 - в) голосеменным растениям;
 - г) покрытосеменным растениям.
12. К форме бесполого размножения организмов относится:
 - а) конъюгация;
 - б) полиэмбриония;
 - в) копуляция;
 - г) партеногенез.
13. На какой стадии эмбриогенеза животных образуются зародышевые листки:
 - а) на стадии гистогенеза;
 - б) на стадии образования гастрюлы;
 - в) на стадии образования бластулы;
 - г) на стадии дробления зиготы.

14. Из мезодермы:
 - а) когти;
 - б) печень;
 - в) легкие;
 - г) череп.
15. Кодовой единицей являются:
 - а) ген;
 - б) нуклеотид;
 - в) хромосома;
 - г) триплет нуклеотидов.
16. Комбинативная изменчивость возникает:
 - а) генными мутациями;
 - б) полиплоидизацией;
 - в) половым путем;
 - г) условиями среды.
17. Ген — это участок ДНК, который несет наследственную информацию:
 - а) тРНК;
 - б) ДНК;
 - в) иРНК;
 - г) рРНК.
18. Совокупность признаков организма:
 - а) фенотип;
 - б) генофонд;
 - в) хромосомный набор;
 - г) генотип.
19. Взаимоотношения между видами:
 - а) щука и карась;
 - б) коза и капуста;
 - в) береза и грибок;
 - г) белый медведь и олень.
20. К консументам относятся:
 - а) морская капуста;
 - б) гриб-трутовик;
 - в) жук-навозник;
 - г) цианобактерия.

процессу относится:

процесс:

сом в ходе мейоза происходит:

ного цикла клетки происходит ре-

е свойственно:

иям;
тениям.

ожения организмов относится:

ебеза животных образуются за-

гастроулы;
бластулы;
иготы.

14. Из мезодермы образуются:

- а) когти;
- б) печень;
- в) легкие;
- г) череп.

15. Кодовой единицей в генетическом коде является:

- а) ген;
- б) нуклеотид;
- в) хромосома;
- г) триплет нуклеотидов.

16. Комбинативная изменчивость обуславливается:

- а) генными мутациями;
- б) полиплоидией;
- в) половым процессом;
- г) условиями внешней среды.

17. Ген — это участок:

- а) тРНК;
- б) ДНК;
- в) иРНК;
- г) рРНК.

18. Совокупность генов организма представляет его:

- а) фенотип;
- б) генофонд;
- в) хромосомный набор;
- г) генотип.

19. Взаимоотношения имеют характер симбиотических в па-
ре видов:

- а) щука и карась;
- б) коза и капуста;
- в) береза и гриб;
- г) белый медведь и слон.

20. К консументам относится:

- а) морская капуста;
- б) гриб-трутовик;
- в) жук-навозник;
- г) цианобактерия.

21. Биологическая продуктивность экологической системы определяется:
- а) числом видов растений;
 - б) числом видов позвоночных животных;
 - в) разнообразием видов организмов;
 - г) создаваемой биомассой.
22. Какие органы являются гомологичными:
- а) крыло стрекозы и птицы;
 - б) глаз пчелы и глаз обезьяны;
 - в) роющие конечности медведки и крота;
 - г) ласт кита и конечность лошади.
23. Какая группа организмов находится в состоянии биологического регресса:
- а) насекомые;
 - б) цветковые растения;
 - в) костистые рыбы;
 - г) кистеперые рыбы.
24. Человеком современного типа был:
- а) человек умелый;
 - б) кроманьонец;
 - в) человек прямоходящий;
 - г) неандерталец.

Раздел 2

1. К эукариотам относятся:
- а) растения;
 - б) простейшие;
 - в) грибы;
 - г) бактерии.
2. Движение животных по отношению к свету:
- а) стремление к свету;
 - б) пасмурность;
 - в) управление;
 - г) борьба.
3. Клетки животных:
- а) митохондрии;
 - б) плазматическая мембрана;
 - в) пищеварительная вакуоля;
 - г) сократительная вакуоля.
4. Углеводы:
- а) строительные;
 - б) двигательные;
 - в) энергетические;
 - г) каталитические.
5. Синтез белков:
- а) в лизосомах;
 - б) в плазматической мембране;
 - в) на шероховатых рибосомах;
 - г) в митохондриях.
6. В состав гормонов входят:
- а) аминокислоты;
 - б) тимин;
 - в) гуанин;
 - г) урацил.
7. Биосинтез:
- а) мутации;
 - б) трансформации.

продуктивность экологической системы

стений;
звоночных животных;
идов организмов;
ассой.

тся гомологичными:

птицы;
обезьяны;
и медведки и крота;
ость лошади.

мов находится в состоянии биоло-

г;

го типа был:

ий;

Раздел 2. Выберите все правильные ответы

1. К эукариотам относятся:
 - а) растения;
 - б) простейшие;
 - в) грибы;
 - г) бактерии.
2. Движущими факторами развития организмов (по Ч. Дарвину) служат:
 - а) стремление организмов к совершенствованию;
 - б) наследственная изменчивость;
 - в) упражнение и неупражнение органов;
 - г) борьба за существование.
3. Клетки грибов никогда не имеют:
 - а) митохондрий;
 - б) пластид;
 - в) пищеварительных вакуолей;
 - г) сократительных вакуолей.
4. Углеводы выполняют в клетках следующие функции:
 - а) структурную;
 - б) двигательную;
 - в) энергетическую;
 - г) каталитическую.
5. Синтез белков в клетке осуществляется:
 - а) в лизосомах;
 - б) в пластидах;
 - в) на шероховатой ЭПС;
 - г) в митохондриях.
6. В состав РНК входят азотистые основания:
 - а) аденин;
 - б) тимин;
 - в) гуанин;
 - г) урацил.
7. Биосинтез белка в клетке включает этапы:
 - а) мутации;
 - б) трансляции;

- в) идиоадаптации;
г) транскрипции.
8. Комбинативная изменчивость обеспечивается в результате:
а) хромосомных мутаций;
б) кроссинговера;
в) свободного сочетания гамет при оплодотворении;
г) независимого расхождения гомологичных хромосом в анафазе 1-го мейоза.
9. К автотрофным организмам относятся:
а) серобактерии;
б) плесневые грибы;
в) цианобактерии;
г) мохообразные.
10. В ходе эмбрионального развития из энтодермы образуются:
а) спинной мозг;
б) желудок;
в) печень;
г) сердце.
11. Методы изучения наследственности и изменчивости у человека:
а) цитогенетический;
б) близнецовый;
в) гибридологический;
г) генеалогический.
12. Какой вид размножения обеспечивает генетическое разнообразие особей:
а) полиэмбриония;
б) спорообразование;
в) вегетативное;
г) копуляция.
13. Виды мутаций:
а) геномные;
б) генные;
в) полиплоидия;
г) полиэмбриония.

14. Формы естественного отбора:
а) движущий;
б) стабилизирующий;
в) стабилизирующий;
г) методический.
15. К консументам относятся:
а) растения;
б) головастик;
в) аскарида;
г) шмель.

14. Формы искусственного отбора:

- а) движущий;
- б) стихийный;
- в) стабилизирующий;
- г) методический.

15. К консументам 1-го порядка относятся:

- а) тля;
- б) головастик лягушки;
- в) аскарида;
- г) шмель.

**Раздел 3. Согласны ли вы с утверждением?
Выберите «да» или «нет»**

1. Различие между живой и неживой природой проходит на молекулярном уровне организации.
Да Нет
2. Раздражимость — это свойство живых существ адекватно реагировать на изменения, происходящие во внешней среде и в самих организмах.
Да Нет
3. Растениям несвойственна способность к двигательным реакциям в ответ на раздражения.
Да Нет
4. Современная система классификации организмов базируется на основе их филогенетического родства.
Да Нет
5. Все органические вещества на Земле в настоящее время образуются абиогенно.
Да Нет
6. Из всех молекул только ДНК способна к самовоспроизведению.
Да Нет
7. Углеводы выполняют в организмах исключительно энергетическую функцию.
Да Нет
8. АТФ — это универсальный «энергоноситель» для всех организмов.
Да Нет
9. В современной биологии клеточная теория утратила свое фундаментальное значение.
Да Нет
10. Для клеток всех организмов характерно наличие клеточных стенок.
Да Нет

11. Митохондрии — это органеллы, в которых происходит окисление органических веществ.
Да
12. К микроскопическим организмам относятся бактерии.
Да
13. Фотосинтез — это процесс, при котором растения используют энергию света для синтеза органических веществ.
Да
14. Редукция — это процесс, при котором происходит уменьшение количества хромосом.
Да
15. Полиэмбрионность — это явление, при котором из одной яйцеклетки развивается несколько эмбрионов.
Да
16. Есть организмы, которые способны к горизонтальному переносу генов.
Да
17. Наследственность — это способность организмов передавать свои признаки, особенности строения и поведения потомкам.
Да
18. Значение естественного отбора заключается в том, что он способствует выживанию наиболее приспособленных организмов.
Да
19. Чем больше у организма приспособленность, тем больше вероятность его выживания.
Да
20. Существование организмов в экстремальных условиях — это исключение из общего правила.
Да

ли вы с утверждением?
«нет»

ой и неживой природой проходит на
е организации.

о свойство живых существ адекватно
ения, происходящие во внешней среде

енна способность к двигательным ре-
аздражения.

а классификации организмов базиру-
илогенетического родства.

ещества на Земле в настоящее время
но.

лько ДНК способна к самовоспроизве-

т в организмах исключительно энерге-

рсальный «энергоноситель» для всех

логии клеточная теория утратила свое
значение.

организмов характерно наличие клеточ-

Нет

11. Митохондрии в клетках имеются у всех аэробных орга-
низмов.

Да Нет

12. К миксотрофным организмам относятся только эвгленовые.

Да Нет

13. Фотосинтез принадлежит к процессам диссимиляции.

Да Нет

14. Редукция числа хромосом происходит в ходе анафазы I мей-
оза.

Да Нет

15. Полиэмбриония представляет собой процесс полового раз-
множения некоторых организмов.

Да Нет

16. Есть организмы, у которых тело формируется из двух за-
родышевых листков.

Да Нет

17. Наследственная информация у всех организмов хранится
в закодированном виде только в ДНК.

Да Нет

18. Значение конъюгации у инфузорий заключается в обеспе-
чении комбинативной изменчивости.

Да Нет

19. Чем разнообразнее видовой состав биоценоза в экосисте-
ме, тем выше ее устойчивость.

Да Нет

20. Существование и развитие человечества определяется
исключительно социальными факторами.

Да Нет

Раздел 4. Допишите фразу

1. Поддержание своей структурной организации и жизнедеятельности у организмов обеспечивается _____.
2. Крахмал — это полимер, мономером которого служит _____.
3. В нуклеотиды РНК вместо тимина входит _____.
4. В составе живых организмов из всех веществ больше всего содержится _____.
5. Митохондрии в клетке выполняют _____ функцию.
6. Осморегуляторную функцию у пресноводных простейших выполняет _____.
7. Организмы, создающие необходимые им органические вещества из минеральных, называются _____.
8. В процессе дыхания анаэробный этап представлен _____.
9. В процессе гаметогенеза у животных осуществляется клеточное деление _____.
10. Половое размножение, при котором не происходит оплодотворения яйцеклетки, называется _____.
11. Развитие организмов с прохождением личиночных стадий — развитие с _____.
12. Генотип определяет формирование _____ у организмов.
13. Обмен генами между гомологичными хромосомами происходит в процессе _____.
14. Изменения признаков, возникающие в результате _____, не передаются по наследству.
15. _____ — организмы, осуществляющие расщепление органических веществ отмерших организмов до минеральных.

Раздел 5. Заполните пропуски (поставить «жирные» термины в ячейках)

1. Какие структуры характерны для _____ разных организмов?

Структурные компоненты	
Клеточная стенка	
Плазмалемма	
Цитоплазма	
Ядро	
Нуклеонд	
ЭПС	
Митохондрии	
Хлоропласты	
Аппарат Гольджи	
Лизосомы	
Сократительная вакуоль	
Пищеварительные вакуоли	
Центриоли	

2. Какие компоненты характерны для _____ органических веществ?

Компоненты	ДНК
Аминокислоты	

Раздел 5. Заполните таблицу (необходимо поставить «+» или «-» в соответствующих ячейках)

1. Какие структурные компоненты входят в состав клеток разных организмов?

Структурные компоненты	Прокариотная клетка	Клетка растений	Клетка животных	Клетка грибов
Клеточная стенка				
Плазмалемма				
Цитоплазма				
Ядро				
Нуклеоид				
ЭПС				
Митохондрии				
Хлоропласты				
Аппарат Гольджи				
Лизосомы				
Сократительная вакуоль				
Пищеварительные вакуоли				
Центриоли				

2. Какие компоненты входят в состав следующих сложных органических соединений?

Компоненты	ДНК	РНК	Белки	Жиры	Крахмал	Целлюлоза	Хитин	АТФ
Аминокислоты								

3. Из каких зародышевых листков образуются у хордовых перечисленные в таблице органы и ткани?

Органы и ткани	Эктодерма	Энтодерма	Мезодерма
Сердце			
Эпидермис			
Легкие			
Печень			
Головной мозг			
Мышцы			
Скелет			
Дерма			
Спинной мозг			
Желудок			
Тонкая кишка			
Кровеносные сосуды			

4. Какой тип постэмбрионального развития свойствен следующим животным?

Животные	Прямое развитие	Развитие с метаморфозом
Бычий цепень		
Тритон		
Ящерица		
Шимпанзе		
Муха		
Паук		
Речной рак		
Аскарида		
Моллюск-прудовик		

5. К какой функции относятся следующие виды организмов?

Организмы	Функция
Туберкулезная палочка	
Береза	
Черепаша	
Железобактерии	
Дрожжи	
Жуки-мертвоеды	
Аскарида	
Цианобактерии	
Мох	
Гриб-трутовик	
Осьминог	
Плесневые грибы	
Бабочка	

ых листков образуются у хордовых
лице органы и ткани?

[illegible]

онального развития свойствен сле-

[illegible]

5. К какой функциональной группе биоценоза относятся следующие виды организмов?

Организмы	Продуценты	Консументы	Редуценты
Туберкулезная палочка			
Береза			
Черепаша			
Железобактерии			
Дрожжи			
Жуки-мертвosedы			
Аскарида			
Цианобактерии			
Мох			
Гриб-трутовик			
Осьминог			
Плесневые грибы			
Бабочка			

Ответы к тестам

Раздел 1

1 — г; 2 — г; 3 — в; 4 — г; 5 — в; 6 — в; 7 — в; 8 — г; 9 — г; 10 — а; 11 — г; 12 — б; 13 — б; 14 — г; 15 — г; 16 — в; 17 — б; 18 — г; 19 — в; 20 — б; 21 — г; 22 — г; 23 — г; 24 — б.

Раздел 2

1 — а, б, в; 2 — б, г; 3 — б, в, г; 4 — а, в; 5 — б, в, г; 6 — а, в, г; 7 — б, г; 8 — б, в, г; 9 — а, в, г; 10 — б, в; 11 — а, б, г; 12 — б, г; 13 — а, б, в; 14 — б, г; 15 — а, б, г.

Раздел 3

1 — да; 2 — да; 3 — нет; 4 — да; 5 — нет; 6 — да; 7 — нет; 8 — да; 9 — нет; 10 — нет; 11 — да; 12 — да; 13 — нет; 14 — да; 15 — нет; 16 — да; 17 — нет; 18 — да; 19 — да; 20 — нет.

Раздел 4. Допишите фразу

- Поддержание своей структурной организации и жизнедеятельности у организмов обеспечивается *обменом веществ*.
- Крахмал — это полимер, мономером которого служит *глюкоза*.
- В нуклеотиды РНК вместо тимина входит *урацил*.
- В составе живых организмов из всех веществ, их составляющих, больше всего содержится *воды*.
- Митохондрии в клетке выполняют *энергетическую* функцию.
- Осморегуляторную функцию у пресноводных простейших выполняет *сократительная вакуоль*.
- Организмы, создающие необходимые им органические вещества из минеральных, называются *автотрофными*.
- В процессе дыхания анаэробный этап представлен *гликолизом*.

Ответы к тестам

- В процессе га...
- Половое разм...
- Развитие орг...
- Генотип опре...
- Обмен генами...
- Изменения пр...
- Редуценты — ...

Раздел 5. Заполните таблицу (поставить «+» в ячейках)

- Какие структу...

Структурные компоненты	
Клеточная стенка	
Плазмалемма	
Цитоплазма	
Ядро	
Нуклеонд	+
ЭПС	+
Митохондрии	-
Хлоропласты	-

9. В процессе гаметогенеза у животных осуществляется клеточное деление — *мейоз*.
10. Половое размножение, при котором не происходит оплодотворения яйцеклетки, называется *партеногенезом*.
11. Развитие организмов с прохождением личиночных стадий — развитие с *метаморфозом*.
12. Генотип определяет формирование *фенотипа* у организмов.
13. Обмен генами между гомологичными хромосомами происходит в результате процесса кроссинговера.
14. Изменения признаков, возникающие в результате *модификационной наследственности*, не передаются по наследству.
15. *Редуценты* — организмы, осуществляющие расщепление органических веществ отмерших организмов до минеральных.

Раздел 5. Заполните таблицу (необходимо поставить «+» или «-» в соответствующих ячейках)

1. Какие структурные компоненты входят в состав клеток разных организмов?

Структурные компоненты	Прокариотная клетка	Клетка растений	Клетка животных	Клетка грибов
Клеточная стенка	+	+	-	+
Плазмалемма	+	+	+	+
Цитоплазма	+	+	+	+
Ядро	-	+	+	+
Нуклеоид	+	-	-	-
ЭПС	-	+	+	+
Митохондрии	-	+	+	+
Хлоропласты	-	+	-	-

Окончание таблицы

Структурные компоненты	Прокариотная клетка	Клетка растений	Клетка животных	Клетка грибов
Аппарат Гольджи	—	+	+	+
Лизосомы	—	+	+	+
Сократительная вакуоль	—	—	+	—
Пищеварительные вакуоли	—	—	+	—
Центриоли	—	+	+	+

2. Какие компоненты входят в состав следующих сложных органических соединений?

Компоненты	ДНК	РНК	Белки	Жиры	Крахмал	Целлюлоза	Хитин	АТФ
Аминокислоты	—	—	+	—	—	—	—	—
Глюкоза	—	—	—	—	+	+	+	—
Фруктоза	—	—	—	—	—	—	—	—
Рибоза	—	+	—	—	—	—	—	+
Дезоксирибоза	+	—	—	—	—	—	—	—
Остатки жирных кислот	—	—	—	+	—	—	—	—
Остатки фосфорной кислоты	+	+	—	—	—	—	—	+
Глицерин	—	—	—	+	—	—	—	—
Цитозин	+	+	—	—	—	—	—	—
Урацил	—	+	—	—	—	—	—	—

Компо- ненты	ДНК	РНК	Бел- ки	Жи- ры	Крах- мал	Цел- люло- за	Хи- тин	АТФ
Тимин	+	—	—	—	—	—	—	—
Гуанин	+	+	—	—	—	—	—	—
Аденин	+	+	—	—	—	—	—	+

3. Из каких зародышевых листков образуются у хордовых перечисленные в таблице органы и ткани?

Органы и ткани	Эктодерма	Энтодерма	Мезодерма
Сердце	—	—	+
Эпидермис	+	—	—
Легкие	—	+	—
Печень	—	+	—
Головной мозг	+	—	—
Мышцы	—	—	+
Скелет	—	—	+
Дерма	—	—	+
Спинной мозг	+	—	—
Желудок	—	+	—
Тонкая кишка	—	+	—
Кровеносные сосуды	—	—	+

4. Какой тип постэмбрионального развития свойствен следующим животным?

Животные	Прямое развитие	Развитие с мета- морфозом
Бычий цепень	—	+
Тритон	—	+
Ящерица	+	—
Шимпанзе	+	—

Окончание таблицы

Животные	Прямое развитие	Развитие с метаморфозом
Муха	—	+
Паук	+	—
Речной рак	+	—
Аскарида	—	+
Моллюск-прудовик	+	—

5. К какой функциональной группе биоценоза относятся следующие виды организмов?

Организмы	Продуценты	Консументы	Редуценты
Туберкулезная палочка	—	+	—
Береза	+	—	—
Черспаха	—	+	—
Желсзобактерии	+	—	—
Дрожжи	—	—	+
Жуки-мертвосды	—	—	+
Аскарида	—	+	—
Цианобактерии	+	—	—
Мох	+	—	—
Гриб-трутовик	—	+	—
Осьминог	—	+	—
Плесневые грибы	—	—	+
Бабочка	—	+	—

Список использованной литературы

1. *Кемп П., Армс К.* Введение в биологию. М.: Мир, 1988.
2. *Karuzina I.* Biology for Nurses. MIR PUBLISHERS, MOSCOW, 1969.
3. *Грин Н., Стаут У., Тейлор Д.* Биология: В 3-х т. М.: Мир, 1990–2005.
4. *Инге-Вечтомов С.* Генетика с основами селекции. М.: Высшая школа, 1989.
5. *Слюсарев А., Жукова С.* Биология. Киев: Вища школа, 1987.
6. Основы общей биологии / Под ред. Э. Либберта. М.: Мир, 1982.
7. *Слюсарев А.* Биология с общей генетикой. М.: Медицина, 1970.
8. *Яковлев Г., Челомбитько В.* Ботаника. СПб.: Изд-во СПХФА, 2001.
9. *Вили К., Детье В.* Биология (биологические процессы и законы). М.: Мир, 1974.
10. Биология / Под ред. В. Ярыгина. М.: Медицина, 1984.
11. Биологический энциклопедический словарь. М.: Советская энциклопедия, 1986.
12. *Лобашев М., Ватти К., Тихомирова М.* Генетика с основами селекции. М.: Просвещение, 1979.
13. *Гофман-Кадошников П., Петров Д.* Биология с общей генетикой. М.: Мир, 1966.
14. *Лобашев М.* Генетика. Л.: Изд-во ЛГУ, 1967.
15. *Лильин Е., Богомолов Е., Гофман-Кадошников П.* Генетика для врачей. М.: Медицина, 1990.
16. *Одум Ю.* Основы экологии. М.: Мир, 1975.
17. *Ламберт Д.* Доисторический человек. Кембриджский путеводитель. Л.: Недра, 1991.

Краснодембский Е. Г.

Общая биология: Пособие для старшеклассников и поступающих в вузы

Заведующий редакцией
Ведущий редактор
Литературный редактор
Художник
Корректоры
Верстка

П. Алесов
Е. Цветкова
Е. Трофимов
К. Радзевич
М. Одинокова, Н. Сулейманова
С. Волкова

Подписано в печать 17.12.2007. Формат 84×108¹/₈. Усл. п. л. 11,76.

Тираж 4000 экз. Заказ № 835.

Налоговая льгота – общероссийский классификатор продукции ОК 005-93,
том 2: 95 3005 – литература учебная.

ООО «Питер Пресс», 198206, Санкт-Петербург, Петергофское шоссе, д. 73, лит. А29.

Отсчитано с готовых диапозитивов

в ИПК ООО «Ленинградское издательство».

195009, Санкт-Петербург, ул. Арсенальная, д. 21/1.

Телефон/факс: (812) 495-56-10.

Пособие для старшеклассников и поступающих в вузы



Е. Г. Краснодембский

общая биология



Краснодембский Евгений Георгиевич — кандидат биологических наук, доцент кафедры зоологии беспозвоночных биолого-почвенного факультета Санкт-Петербургского государственного университета, заместитель декана по магистратуре.

Биология, находясь на стыке естественных и гуманитарных наук, занимает особое место. Пособие, написанное известным преподавателем Санкт-Петербургского государственного университета, позволит в кратчайший срок подготовиться к вступительным экзаменам. Краткость и доступность изложения программных вопросов, наглядность рисунков и таблиц обеспечат легкое запоминание сложных тем и помогут почувствовать уверенность в своих знаниях.

Для старшеклассников и абитуриентов.

ПИТЕР

Заказ книг

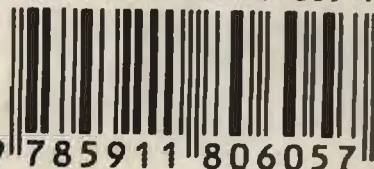
197198, Санкт-Петербург, а/я 619

тел.: (812) 703 73-74, postbook@piter.com

61093, Харьков-93, а/я 9130

тел.: (057) 750-41-45, 751-10-02, piter@kharkov.piter.com

ISBN 978-5-91180-605-7



9 785911 806057

www.piter.com — вся информация о книгах и веб-магазин